А. А. ИВАНОВ

ЭТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЗООПСИХОЛОГИИ

Издание второе, стереотипное



ДОПУЩЕНО
Министерством сельского хозяйства
Российской Федерации в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности
«Зоотехния»



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2013

ББК 88.2
И 18

Иванов А. А.

И 18 Этология с основами зоопсихологии: Учебное пособие. 2-е изд., стер. — СПб.: Издательство «Лань», 2013. — 624 с.: ил. — (Учебники для вузов. Специальная литература).

ISBN 978-5-8114-0705-7

В основе учебного пособия — лекционный курс «Этология с основами зоопсихологии», который автор, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и биохимии животных РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, читает на протяжении последних лет студентам университета, обучающимся по специальностям «Зоотехния» и «Биология» (специализация «Охотоведение»).

В учебном пособии анализируется поведение и психология животных на уровне индивидуума и в составе ассоциаций. Рассматриваются проблемы развития поведения и психики животных в процессе онтогенеза. Приводятся данные о видовых особенностях поведения животных, прежде всего продуктивных. Анализируются изменения в поведении и психологии животных, вызванные процессом доместификации. Впервые в отечественной учебной литературе обсуждаются проблемы благополучия животных при содержании в искусственных условиях и приводятся способы повышения уровня благополучия курнесушек, свиней, лошадей и других животных.

Учебное пособие адресовано студентам аграрных университетов, изучающих разные отрасли продуктивного, спортивного и декоративного животноводства, также оно может быть полезным для аспирантов, научных сотрудников и преподавателей при планировании научных исследований и при подготовке учебных занятий по дисциплинам животноводческого профиля.

ББК 88.2



Обложка
А. Ю. ЛАПШИН

ПРЕДИСЛОВИЕ

Научная дисциплина, изучающая поведение животных, сформировалась к середине XX в. До этого поведение животных изучали специалисты, по крайней мере, трех разделов биологической науки: зоологии, физиологии и психологии. Усилиями специалистов, которые пользовались разными концепциями и методологией при изучении животных, последнее столетие настолько обогатило наши представления о поведении животных, что возникла необходимость в формировании самостоятельного раздела в науке о животных. Однако дать определение поведению животных до сих пор сложно. Все понимают, о чем идет речь, но лаконичного определения никто не находит. Это объясняется тем, что поведение включает локомоции и сон, изменение окраски тела и груминг, изменение кровенаполнения органов, эмоции животных, неподвижный отдых и многое другое. Фактически, поведение животных — это их жизнь. А определение понятия «жизнь» дать еще сложнее.

Термин «этология» возник из греческого «этос», что в переводе означает «нрав», «привычка» или «обычай». Исследователи давно применяют этот термин. Однако его содержание изменялось многократно и самым радикальным образом. Первоначально термин «этология» относился к философии и обозначал название науки о человеческой этике. Был период, когда этологом называли лицедея. На определенном этапе развития науки этологией называли направление психологии, которое изучает такое явление, как характер человека.

В биологию термин «этология» вводится только в середине XIX столетия первоначально для обозначения научного направления, изучающего взаимоотношения живых существ друг с другом и окружающей средой, т. е. в это время этология отождествлялась с наукой, которая сегодня известна как экология. В начале прошлого столетия многие исследователи понимали этологию как учение об образе жизни и нравах животных. Терминологическая полемика не утихала до середины XX столетия, когда К. Лоренц и Н. Тинберген согласились использовать термин «этология» для международного обозначения новой научной дисциплины, основоположниками которой они и стали. С тех пор под этологией понимают биологию поведения животных, что включает четыре главных направления исследований — физиологию поведения, развитие поведения в процессе онтогенеза, сравнительные (межвидовые) аспекты поведения и адаптивные функции поведения.

Современная этология (между понятиями «этология» и «поведение животных» поставлен знак равенства, хотя все еще остаются специалисты, которые высказываются против отождествления этих понятий)

имеет все признаки самостоятельной науки — свой предмет изучения, специфические методы, сложившиеся научные школы, воспроизводство научно-педагогических кадров, специализированные периодические издания и востребованность научным сообществом. Поведение животных и зоопсихология с одной стороны является теоретической дисциплиной, а с другой стороны имеет прямое отношение к практике животноводства. (Под животноводством мы здесь понимаем продуктивное животноводство, разведение животных для спорта, декоративное животноводство, а также природоохранные действия человека с целью регулирования численности диких животных в естественных биоценозах.)

В конце 1990-х гг. в учебных планах российских аграрных высших учебных заведений подготовки кадров высшей квалификации по специальностям «зоотехния», «ветеринария» и «биология» появилась новая учебная дисциплина — «Этология с основами зоопсихологии». Это логичный шаг в развитии учебного процесса, поскольку он отражает естественный ход диалектики познания животного организма. Все, кто имеет дело с животными (ветеринарные врачи, животноводы, любители домашних животных, натуралисты), испытывают потребность в систематизированных знаниях о нормальном поведении здоровых животных, биологическом значении поведения, механизмах, лежащих в основе того или иного поведенческого акта. Данная книга адресована прежде всего профессиональным работникам животноводства. Однако автор не ограничивает предмет изучения рамками поведения продуктивных животных. Большой вклад в становление этологии как самостоятельной научной и учебной дисциплины внесли исследователи, ставшие классиками этологии (Ч. Дарвин, К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Фриш), которые работали с дикими животными в их естественной среде обитания. Многие постулаты современной этологии сформулированы ими на основе изучения поведения неодомашненных видов животных.

В процессе доместификации многие этологические признаки животных были утрачены естественным путем или путем направленной селекции, проводимой человеком. Это относится к групповому поведению, добыванию пищи, размножению животных, их агрессивности. Глубокое понимание поведения домашних животных возможно лишь при сравнении их поведения с поведением их диких предков или ближайших родственников. Поэтому обойти стороной поведение непродуктивных животных в руководстве, предназначенном практическим работникам животноводства, не позволяет логика дисциплины.

С другой стороны, фундаментальные вопросы этологии и зоопсихологии были изучены на домашних, лабораторных и прирученных животных, а также на человеке (И. П. Павлов и теория условных рефлексов, Н. Н. Ладыгина-Котс и основы мыслительной деятельности животных, А. Н. Леонтьев, К. Э. Фабри и основы зоопсихологии, П. К. Анохин и системные механизмы регуляции поведения человека и животных). Поэтому при изложении материала автор использовал результаты исследований, которые были выполнены на человеке и на разных видах животных без учета их прагматической значимости и меры приближенности к быту человека. Более того, невзирая на свое зоотехническое прошлое, автор остался сторонником биоцентризма во взаимоотношениях человека и животных и потому не считает себя вправе отдавать предпочтение животным по принципу их большей или меньшей полезности для человека в современной жизни.

Справедливости ради надо признать, что в последние годы объем этологических исследований на домашних и лабораторных животных вырос многократно. Это объясняется тем, что основные стереотипы поведения животных детально изучены. Однако область зоопсихологии мно-

гих поведенческих проявлений остается неясной. В этой части контролируемый эксперимент с применением современных технических средств и домашних и/или лабораторных животных востребован и неизбежен. Поэтому в предлагаемой читателю книге часто акцентируется внимание на особенностях поведения и психологии разных видов домашних животных.

Акцентирование внимания читателя на домашних животных оправдано и соображениями дидактического характера. Учебная дисциплина «Этология с основами зоопсихологии» обеспечивает структурно-логическую связь между теоретическими дисциплинами (зоология, морфология, физиология, генетика и др.) и технологическими специальными предметами (кормление, разведение животных, зоогигиена, ветеринария, рыбоводство, птицеводство, коневодство, кинология и т. д.) в учебных планах вузов животноводческого профиля.

Знание этологии и зоопсихологии позволяет специалисту более объективно оценивать потребности домашних животных в жизненном пространстве, в питательных веществах и кормовых средствах, а также социальные потребности животных. Этология предлагает специалисту научно обоснованные приемы управления (научения) животными разных категорий, включая потенциально опасных для человека (быки-производители, хряки, жеребцы, злобные собаки и др.) и стадных животных (овцы, козы, крупный рогатый скот). Очевидно, что работа с агрессивными животными и управление стадом, в состав которого входят сотни животных, предполагает специальную подготовку персонала в области поведения животных и зоопсихологии.

Для повышения эффективности усвоения учебный материал иллюстрируется рисунками, фотографиями и табличным цифровым материалом. Автор выражает благодарность И. Лебедевой за помощь в подготовке рисунков.

Книга рассчитана на читателя, подготовленного в области зоологии, морфологии, биохимии и физиологии животных, т. е. на студентов старших курсов, аспирантов, научных работников и преподавателей высших учебных заведений.



ВВЕДЕНИЕ

ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА

Наука о поведении животных зародилась давно. Собственно говоря, что такое наука? Это способ удовлетворения человеческого любопытства. Археологические исследования свидетельствуют: поведение животных интересовало человека еще в доисторические времена. До нас дошли наскальные рисунки, изображения животных на украшениях и орудиях труда. Самые древние изображения животных в каменных пещерах были сделаны неандертальцами — людьми каменного века. Им не менее 50 тысяч лет. Наиболее популярный сюжет доисторических рисунков — охота на дикого зверя. На этих рисунках животные изображены в довольно реалистичных позах. Это свидетельствует о том, что древний человек проводил тщательные наблюдения за животными, изучал строение их тела, повадки и образ жизни.

Первой научной попыткой анализа поведения животных, вероятно, можно рассматривать труд Аристотеля «История животных», в котором поднимаются вопросы поведения животных, систем их коммуникаций и даже разума. Многое в его изложении спорно, многое абсолютно неверно. По-настоящему научное изучение поведения животных началось в XIX в. До этого происходило накопление фактического материала о поведении животных в рамках разных научных дисциплин (зоологии, морфологии, физиологии и даже философии)[1]. Черты самостоятельной науки этология приобрела к середине XX в. в значительной мере благодаря трудам К. Лоренца, Н. Тинбергена и К. фон Фриша. Однако следует признать, что их исследовательский гений был сформирован под влиянием работ ряда выдающихся биологов XVIII–XX столетий.

Ф. Кювье (1773–1837) положил начало изучению поведения животных в условиях частичной изоляции. Он работал директором парижского зоопарка, но будучи прирожденным естествоиспытателем, проводил за животными наблюдения, анализировал умственные способности разных видов животных. Он обратил внимание на то, что многие стереотипичные действия животных, лишенные в условиях жизни в зоопарке всякого практического значения, тем не менее, регулярно выполняются животными. Например, строительная деятельность бобров. Еще сильнее его поразило то, что строительством хатки в определенном возрасте начинают заниматься даже животные, выросшие в изоляции от своих соплеменников. Наблюдения за жизнью бобров в неволе позволили ученому сделать определенные обобщения и разделить понятия «инстинкт» и «разум». Ф. Кювье одним из первых среди естество-

[1] *Гороховская Е. А.* Этология: рождение научной дисциплины. СПб., 2001.

испытателей подверг научно аргументированной критике концепцию антропоморфизма в толковании поведения животных.

Ч. Дарвин (1809–1882) наряду с общеизвестными исследованиями происхождения видов работал и над чисто этологическими проблемами, как то: проблема инстинкта, психика животных, рассудочная деятельность человека и животных. Ученый впервые указал на изменение врожденного поведения в процессе эволюции.

Ж.-А. Фабр (1823–1915) заложил основы классической этологии. Он первым начал вести наблюдения за животными в их природной среде. Внес большой вклад в изучение поведения общественных насекомых, прежде всего пчел и ос.

К. Л. Морган (1852–1936) — английский психолог, первым подошедший с научной точки зрения к вопросу обучаемости животных. Он несколько упростил представления о поведении животных, однако разработал ряд методик изучения их поведения, научения и доказал несостоятельность антропоморфических взглядов, которые все еще были популярны среди его современников.

И. П. Павлов (1849–1936), основоположник учения о высшей нервной деятельности, разработал теорию условных рефлексов, теорию нервизма. Предложил ученому сообществу ряд уникальных лабораторных методов исследований, которые способствовали бурному развитию физиологии и науки о поведении животных. Условный рефлекс, механизмы образования которого были изучены И. П. Павловым детально, является основой научения животных и приобретения личного опыта. Лауреат Нобелевской премии 1903 г. в области медицины.

Э. Торндайк (1874–1949) — приверженец лабораторных методов изучения поведения животных. Первым предложил объективное изучение поведения и психики с инструментальными замерами параметров. Получил известность и как автор методики «проблемного ящика» (метод проб и ошибок). Доказал, что животные в проблемной ситуации активно ищут решение, перебирая все возможные приемы.

Д. Уотсон (1878–1958) — приверженец обязательного инструментального контроля за действиями животных. Основоположник длительное время популярного подхода к изучению психики животных, который получил название «бихевиоризм». Поведение животных рассматривал только с позиции формулы *стимул–реакция*. Оказал сильное влияние на формирование американской школы психологии.

Б. Ф. Скинер (1904–1990) последовательно развивал идею бихевиоризма. Автор широко применяемой методики оперантных условных рефлексов. В звуконепроницаемой камере опытные животные полностью отстранены от окружающего мира. Стимулы строго дозируются, реакции регистрируются при помощи приборов-автоматов. Животные за необычные действия мгновенно получают вознаграждение. Свою теорию подкрепления требуемого поведения животных пытался внедрить в педагогику.

Э. Толмен (1886–1959) — американский психолог; один из первых сильных необихевиористов. Обнаружил в поведении животных целенаправленность. В схеме Д. Уотсона «стимул–реакция» ученый обнаружил изъян. Между стимулом и реакцией ученый вводит «мысленный план». Последний формируется у животных при изучении обстановки. План может иметь отсроченный характер исполнения.

В. Келер (1887–1967) первым осмелился заявить о наличии способностей к анализу и обобщению (абстрагированию) у животных. В опытах на приматах обнаружил у животных явление озарения, или внезапного решения новой задачи, что было названо «инсайтом». Описал деструктивные и конструктивные орудийные действия у обезьян в подтверждение наличия у них зачатков разума.

Н. Н. Ладыгина-Котс (1889–1963) ввела сравнительно-психологический анализ в работу по изучению психики высших

антропоидов. Параллельно со своим ребенком воспитывала в собственной семье детеныша шимпанзе того же возраста, что и ее ребенок. Описала общие черты развития психики у человека и обезьян и принципиальные различия между ними. Доказала, что интеллект взрослого шимпанзе соответствует интеллекту двухлетнего ребенка[2]. Изучила орудийные способности обезьян.

А. Н. Северцов (1866–1936) — крупный отечественный биолог, последователь идей Ч. Дарвина. Изучал изменения поведения и психики животных в процессе филогенеза. Развивал концепцию поведения как одного из механизмов адаптации к условиям среды. Показал, что в процессе эволюции психика животных является фактором адаптации к изменившейся среде обитания.

К. Лоренц (1910–1986) — классик и основоположник современной этологии. В 1973 г. совместно с Н. Тинбергеном и К. фон Фришем удостоен Нобелевской премии за заслуги в изучении поведения животных. Описал особенности врожденного поведения птиц, закономерности формирования их личного опыта. Автор ряда классических работ по изучению инстинкта, соотношению врожденного и приобретенного в поведении животных, сравнительной этологии[3]. Открыл явление, известное как «импринтинг». Выдающийся популяризатор этологии и организатор научно-экспериментального изучения поведения животных.

О. Келер (1889–1974) — соратник К. Лоренца. Своими исследованиями доказал наличие довербального мышления у птиц. Разработал методику обучения птиц счету. Пропагандировал и сам широко использовал этологические методы исследований с количественным анализом результатов.

Н. Тинберген (1907–1988) работал параллельно с К. Лоренцем, но наблюдал не только за птицами, но за многими другими животными, включая насекомых. Изучил иерархические отношения в группах животных, выявил системы сигнальных знаков в коммуникациях животных. Описал явление, которое он назвал «смещенным поведением». Изучил биологическую роль агрессии в животном мире. Лауреат Нобелевской премии 1973 г. за исследования поведения животных. Выдающийся популяризатор этологии.

К. фон Фриш (1886–1983) — лауреат Нобелевской премии 1973 г. за исследования поведения животных. Провел фундаментальные исследования органов чувств у животных. Доказал наличие цветового зрения у пчел и острого слуха у рыб. При помощи оригинальных экспериментов расшифровал язык общения пчел[4]. Автор многочисленных научных публикаций, составивших основу классической этологии и зоопсихологии.

А. Н. Леонтьев (1903–1979) — основоположник советской школы психологии. Выделял три стадии в развитии психики. Интеллект человека представлял как высшую стадию, недоступную животным[5].

Л. В. Крушинский (1911–1984) — крупный отечественный биолог. Основоположник отечественной психологии животных (зоопсихологии). Разработал концепцию физиолого-генетических основ рассудочной деятельности. Дал сравнительную характеристику развития рассудочной деятельности типа позвоночных[6].

К. Э. Фабри (1923–1990) — видный отечественный биолог. Ученик Н. Н. Ладыгиной-Котс. Работал в области зоопсихологии. Автор более 200 уникальных работ в области этологии и зоопсихологии, включая первый в нашей стране учебник

[2] *Ладыгина-Котс Н. Н.* Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., 1959.

[3] *Lorenz K.* The objective theory of instinct // L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme / Dir. par P. P. Grasse. Paris, 1956.

[4] *Фриш К.* Из жизни пчел. М., 1966.

[5] *Леонтьев А. Н.* Проблемы развития психики. 3-е изд. М., 1972.

[6] *Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционные и физиолого-генетические аспекты поведения. М., 1986.

«Основы зоопсихологии», выдержавший 4 переиздания[7]. Популяризатор научного наследия классиков этологии К. Лоренца и Н. Тинбергена. Работал в Московском государственном университете.

Л. А. Фирсов (р. 1920) сочетал лабораторные опыты с исследованием поведения обезьян в частично контролируемых условиях в природе. Изучил разные виды памяти, некоторые особенности научения, голосовую сигнальную систему, орудийную деятельность и способности к формированию довербальных понятий у приматов.

Р. Шовен — крупный французский исследователь поведения и психологии животных. Выполнил ряд оригинальных исследований поведения насекомых. Опубликовал ряд объемных работ, в которых поведение животных рассматривается как функция эволюционного развития[8].

Д. Мак-Фарленд — известный английский специалист в области поведения животных. Автор большого количества работ по проблеме мотивации поведения, пищевому, половому поведению и смещенной активности. Автор известного руководства для специалистов-этологов «Поведение животных».

А. Ф. Фрейзер — видный канадский исследователь поведения продуктивных животных. За последние 40 лет опубликовал большое количество работ по половому поведению, пренатальной активности, социальному поведению крупного и мелкого рогатого скота, свиней. Совместно с Д. Брумом является автором самого известного учебника по поведению и благополучию продуктивных животных для студентов высших учебных заведений[9].

Д. М. Брум — профессор Кембриджского университета. Специализируется на изучении раннего постнатального поведения у домашних кур, родительского поведения у крупного рогатого скота и свиней. Автор ряда монографий, включая такие, как «Биология поведения» и «Одомашненные животные». Является признанным мировым специалистом в области благополучия животных. Автор методики количественной оценки благополучия животных. Соавтор учебника «Поведение продуктивных животных и их благополучие».

Анализ кратких справок о вкладе наиболее известных ученых в развитие науки о поведении животных показывает, что она формировалась как интернациональная наука под влиянием, главным образом, европейской школы естествознания. В данном разделе упомянуты далеко не все натуралисты, способствовавшие формированию этологии как науки. Причина этого — чисто формальная: они не относили себя к той группе исследователей, которую сегодня мы называем этологами. Скажем, И. М. Сеченов — врач и физиолог. Но его работа «Рефлексы головного мозга» оказала сильнейшее влияние на развитие исследований высшей нервной деятельности и зоопсихологии. До современников дошли многие интересные работы раннего периода развития этологии. Например, «Умственные способности животных» соратника Ч. Дарвина Дж. Романеса. В этом труде автор развивает идеи Ч. Дарвина и проводит сравнительный анализ высшей нервной деятельности животных, т. е. эту работу можно рассматривать как первую серьезную попытку обобщения материалов по сравнительной психологии, формирования основ зоопсихологии.

Заметный вклад в развитие этологии внес классический медик-физиолог К. Бернар (1813–1878). Он обнаружил, что кровь представляет собой внутреннюю среду постоянного состава. Изменение состава крови приводит к изменениям в поведении человека и животных. Например, к поискам пищи. Таким образом, чистый теоретик от медицины француз К. Бернар фактически заложил основы учения о потребностях и мотивациях поведения животных.

---

[7] *Фабри К. Э.* Основы зоопсихологии. М., 2003.

[8] *Шовен Р.* От пчелы до гориллы. М., 1965.

[9] *Fraser A. F., Broom D. M.* Farm animal behaviour and welfare. 3d ed. CAB International, 1997.

Качественные изменения в науке о поведении животных связаны с внедрением в исследования лабораторных инструментальных методов. В этом видится большая заслуга школы Ф. Скиннера. Создав конфликтную ситуацию в среде этологов своим упрощенным подходом к поведению животных, тем не менее, он вынудил исследователей отказаться от субъективных оценок и использовать приборы для регистрации как локомоторных актов, так и проявлений психической деятельности животных.

Важно отметить и работы в области биохимии, которые имеют отношение к поведению животных. Американец Д. Лерман из университета Нью-Джерси и англичанин Р. Хайнд из Кембриджа изучали гормональную регуляцию физиологических функций. Они убедительно показали, что многие стереотипы поведения у птиц активизируются под влиянием половых гормонов. Перу Р. Хайнда принадлежит объемный труд, в котором автор делает попытку систематизации научных результатов, полученных разными этологическими школами[10].

П. К. Анохин (1898–1974), врач и физиолог, развивал учение И. П. Павлова о нервной регуляции физиологических функций. Однако разработанная им теория функциональных систем широко применяется этологами и зоопсихологами, поскольку позволяет увидеть причины и описать механизмы формирования поведенческих актов животных в самых различных экологических ситуациях. Другими словами, можно говорить и о вкладе П. К. Анохина и его последователей в развитие науки о поведении животных.

В европейских и американских университетах этология преподается на протяжении многих десятилетий. В последние десятилетия в общей этологии выделилось самостоятельное направление исследований — прикладная этология. Она оказалась востребованной учебными заведениями прикладного характера. Поэтому прикладная этология на правах обязательной учебной дисциплины входит в учебные планы университетов и колледжей животноводческого, ветеринарного и природоохранного профиля. Российская образовательная система несколько запоздала с этим учебным предметом. Однако в ближайшие годы положение у нас будет поправлено, чему, смею надеяться, будет способствовать и данное руководство.

Таким образом, наука о поведении животных к настоящему времени обрела все необходимые атрибуты научности. Из чисто описательной дисциплины она превратилась в науку, в которой наблюдения и эксперименты контролируются инструментально, результаты исследований подвергаются математической обработке, т. е. субъективизма в этологии не более, чем в любой другой биологической науке. Результаты научных исследований этологов и зоопсихологов все чаще бывают востребованы животноводами-практиками, поскольку позволяют разрабатывать технологии содержания животных в искусственных условиях с учетом их этологических потребностей. Последнее требование является необходимым условием реализации продуктивного, декоративного или спортивного потенциала животных.

ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Безусловно, копья данной науки нацелены на поведение. С одной стороны, даже неподготовленному читателю понятно, о чем может идти речь. А вот хорошо подготовленные люди почему-то мучаются как над определением самого понятия «поведение животных», так и над определением предмета изучения дисциплины. Некоторое время из-за расплывчатости предмета изучения и применения разных методов исследований ученые, занимавши-

[10] *Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.

еся изучением поведения, делились на чистых поведенцев (Д. Романес), этологов (К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Фриш), психологов (К. Л. Морган), физиологов (К. Бернар, И. П. Павлов). На самом деле у них у всех был один и тот же предмет изучения: разные проявления жизни животных. Это и локомоции (сосание, ползание щенка, плавание гусей, полеты пчел), и секреторные процессы (маркировка территории мочой, выделение слюны при виде пищи собакой), и сосудодвигательные реакции (изменение окраски кожи, эрекция), и сон, и спячка, и чувство боли, жажды, страха, звуковые и химические сигналы. И как бы мы ни старались составить полный перечень явлений и процессов, интересных специалистам по поведению животных, что-то наверняка будет упущено. Поэтому в современной интерпретации большинство специалистов поведение животных как науку отождествляют с термином «этология», под которым понимают биологию поведения.

Человек устроен так, что его любопытство не имеет предела. Это, может быть, одна из отличительных черт человеческой психики. Понаблюдав за стереотипическими локомоциями животного, исследователь на этом не в состоянии завершить изучение поведения животного. Он захочет узнать смысл действий, причину и механизм их возникновения. Получив ответ на одну загадку, ученый-этолог озадачивается массой других. Квинтэссенцию этих вопросов в свое время кратко сформулировал Николас Тинберген и потом повторял во многих работах, например в своей популярной книге «Поведение животных». Их оказалось всего четыре. Очень красиво и доступно эти основополагающие вопросы классика этологии перефразировал Д. Мак-Фарленд в своей известной книге «Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция» на примере насиживания яиц птицами.

- Почему птицы сидят на *яйцах*?
- Почему птицы *сидят* на яйцах?
- Почему *птицы* сидят на яйцах?
- *Почему* птицы сидят на яйцах?

Из этого примера видно, что один и тот же очень конкретный вопрос может иметь несколько разных по содержанию ответов. Все определяется тем, на каком слове делается ударение. Однако в совокупности ученый-этолог в данной ситуации ставит перед собой задачу изучить разные стороны этого конкретного поведения птиц. А именно, изучить физиологию насиживания, онтогенез, эволюцию и адаптивное значение этого этологического явления. Итак, *предметом изучения этологии является поведение животных*.

Для экспериментального ответа на все эти сложные по содержанию вопросы необходимы разные приемы и методы исследований поведения.

Самым первым в историческом плане, но не утратившим своего значения и по сей день, является *метод наблюдений*. Результаты исследований раннего периода развития этологии базировались исключительно на этом методе. Однако, в силу особенностей человеческой психики, одно и то же наблюдаемое явление в поведении животного трактовалось неодинаково. Достаточно вспомнить антропоморфизм, морганизм и религиозно окрашенные оценки поведения животных на определенных этапах эволюции этологии как науки, т. е. наблюдение как метод исследований страдает субъективизмом.

Современные исследователи поведения животных не отказались от данного метода. Достижения научно-технического прогресса позволили избавиться от субъективной оценки при наблюдениях за поведением животных. Все этапы наблюдения от регистрации явления до оценки его биологического значения в современных этологических исследованиях выполняют аппараты. Регистрацию поведенческих актов доверяют *фото-* и *видеотехнике*, обработку наблюдений производят при помощи компьютерной техники. Современная регистрирующая аппаратура

во многом превосходит возможности сенсорных систем человека-наблюдателя. Оптическая техника имеет большую световую чувствительность, чем глаз человека. *Звукозаписывающие устройства* не только слышат, но и графически регистрируют звуки животных. Более того, современная оптика и аудиотехника регистрирует сигналы, восприятие которых человеческим глазом и ухом совершенно невозможно. Так, современные видеокамеры и фотоаппараты фиксируют поведенческие акты в инфракрасных лучах в условиях полной темноты (например, в пещерах, норах, под водой на больших глубинах). Звукозаписывающие аппараты регистрируют инфразвук и ультразвук, т. е. звуковые сигналы животных (летучие мыши, дельфины, грызуны, киты, слоны), которыми они пользуются для коммуникации и которые человеческое ухо не воспринимает.

Неограниченные возможности наблюдения за поведением животных у этологов возникли в связи с появлением доступной *цифровой техники*. Так, один только бытовой цифровой аппарат с 5-мегапиксельной матрицей предоставляет исследователю возможность скрытно (бесшумно) проводить фотосъемку животных. При этом длиннофокусная оптика позволяет вести наблюдение на большом удалении от животного, т. е. фактически исключает эффект присутствия наблюдателя. Большинство аппаратов этого класса сочетают функции видеосъемки и звукозаписи. Большим преимуществом цифровой техники является оперативный просмотр полученного материала в полевых условиях и его срочное редактирование.

Последующая *компьютерная обработка* записей обеспечивает объективную количественную интерпретацию качественных изменений поведения животных. Цифровая обработка результатов наблюдений учитывает и статические явления (позы), и динамику поведения (локомоции, секрецию, сосудодвигательные реакции) и вокализацию поведения. При этом автоматически фиксируется время, место и условия освещенности происходящих событий. Таким образом, применение технических средств при наблюдении за поведением животных обеспечивает высокий уровень объективности и максимальную приближенность к естественным условиям жизни животных.

Другим методологическим подходом к изучению биологии поведения животных является *эксперимент*, который может быть выполнен в природных условиях, в лаборатории и в частично контролируемой среде.

В условиях лаборатории обеспечивается полный контроль за стимулами поведения — исключаются посторонние раздражители (звуки, запахи, социальные факторы), точная регистрация локомоций и других поведенческих проявлений, а также их беспристрастная интерпретация. *Скиннеровская камера* обеспечивает длительное наблюдение за поведением животных с немедленным вознаграждением в отсутствие человека.

При изучении закономерностей формирования личного опыта, памяти попрежнему применяются классический метод лабиринта. В зависимости от вида животных и решаемых задач в лабораториях используют несколько разновидностей лабиринта: радиальный, вертикальный, т-образный, Y-образный. Есть лабиринты с изменяемой ориентацией по сторонам света.

При работе с агрессивными животными в условиях частичной изоляции, а также при изучении поведения в дикой природе широкое применение получили различные приспособления, постоянно подающие радиосигнал на определенной частоте (*радиоошейник*, *пилюли*, *клипсы*, *серьги*, *кольца*). Чувствительные приборы радиопеленгации, установленные на речных и морских судах, самолетах и вертолетах, а также в полевых опорных пунктах позволяют получить достоверную информацию о скрытом от глаз человека поведении даже та-

ких животных, как полярные медведи, гризли, тигры и львы, киты и мигрирующие лососи, кроты и землеройки.

При изучении миграций животных в их естественной среде обитания кроме радиомаяков используют *метод кольцевания*, *лазерную татуировку*, *проколы ушных раковин*.

Не устарел и павловский метод условных рефлексов. Он незаменим при изучении процессов научения животных и разработки приемов управления их поведением. Метод условных рефлексов используют и при исследовании сенсорных систем, например рецепции магнитного поля или инфразвука, ультразвука животными при миграциях или для общения в группе.

При решении специальных задач этологи прибегают и к чисто физиологическому инструментарию, например павловской *фистуле*, комплексному фистулированию (полифистульные животные при изучении пищевого поведения, голода, жажды).

Большие возможности для понимания психики животных предоставляет метод регистрации биотоков мозга. *Электроэнцефалография* и стереотаксическая техника позволяют регистрировать электрические ответы различных нервных структур

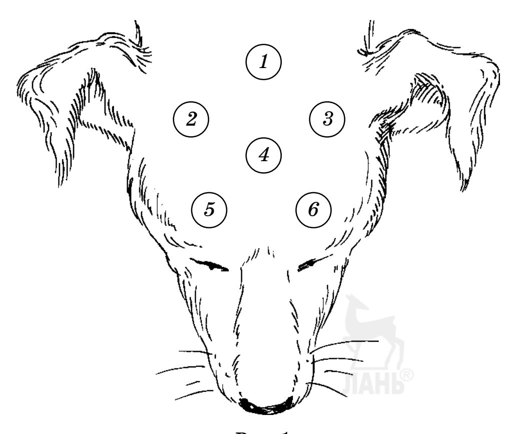


Рис. 1
Точки наложения электродов на череп собаки для записи электроэнцефалограммы и для искусственной электростимуляции мозга:

1 — земля; *2* — правая затылочная; *3* — левая затылочная; *4* — макушка; *5* — правая лобная; *6* — левая лобная.

на фоне конкретного поведенческого акта. С другой стороны, *электростимуляция* определенных зон мозга дает возможность выяснить, какие формы поведения регулируются из этих нервных структур. Принципиальная схема наложения электродов на голову животного приведена на рис. 1.

Магнитоэнцефалография регистрирует неконтактным способом магнитные поля головного мозга.

Психические процессы исследуют и методом *компьютерной томографии*. Этот метод позволяет визуализировать особенности строения мозга с помощью компьютера и рентгеновских лучей. Этот метод эффективен при изучении развития психики в процессе онтогенеза и филогенеза.

Еще более широкие возможности для изучения психики животных предлагает метод *ядерно-магнитного резонанса* (ЯМР). Метод визуализирует строение мозга при жизни животного. ЯМР-томограф позволяет вести наблюдения за структурами мозга, которые не визуализируются никакими другими методами.

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) оценивает метаболическую активность разных структур мозга. Принцип метода заключается в том, что при повышении активности какой-то мозговой структуры в ней усиливается потребление глюкозы. При введении в кровь производной глюкозы (2-дезоксиглюкозы) с радиоактивным изотопом C^{11}, O^{15} или другим радиоактивным атомом радиоактивная метка накапливается в той части мозга, которая находится в состоянии повышенной функциональной активности. В отличие от обыкновенной глюкозы, ее производная 2-дезоксиглюкоза не используется клетками мозга и не окисляется, а лишь концентрируется в очаге возбуждения.

Важную для понимания поведения животных информацию получают и методом *регистрации кожно-гальванической реакции*. Метод предполагает регистрацию двух параметров кожи — ее сопротивление и разность потенциалов в двух удаленных

друг от друга точках. И тот, и другой параметры изменяются при физических и психических нагрузках.

Метод *электромиографии* (ЭМГ) предполагает запись электрической активности мышц. Метод весьма полезен при изучении поведения животных, поскольку любое поведенческое проявление базируется на мышечных сокращениях.

Электроокулография — метод регистрации биотоков, происхождение которых связано с движением глаз. Между роговицей глаза, которая имеет положительный заряд, и сетчаткой существует электрический потенциал, величина которого изменяется при движениях глазного яблока. Поскольку любой поведенческий стереотип начинается с ориентировочной реакции с оценкой обстановки при помощи зрения, то электроокулограмма фактически является графическим отображением поведения животного.

Нервная регуляция поведения связана с гуморальными механизмами. *Моделирование гормонального состояния* (методом экстирпации желез внутренней секреции или за счет фармакологических нагрузок) дает возможность изучать мотивационные механизмы поведения. Транквилизаторы и нейролептики и миорелаксанты применяются для снижения стрессового состояния животных, их агрессивности, коррекции проблемного поведения.

В последние годы для слежения за миграциями грызунов, саранчи, копытных животных, промысловых рыб применяются *космические станции*. Космические аппараты используются для изучения поведения и психики животных в условиях невесомости. В космосе побывали собаки, мыши, крысы, перепела, выводились из яиц цыплята.

Таким образом, современная этология использует широкий набор методических приемов и технических средств и постоянно по мере развития научно-технического прогресса ими обогащается, не отказываясь в то же время и от классических этологических методов исследований.

СВЯЗЬ ЭТОЛОГИИ С ДРУГИМИ УЧЕБНЫМИ ДИСЦИПЛИНАМИ

Этология вышла из недр нескольких биологических дисциплин: по крайней мере, зоологии, физиологии и психологии. И в своем современном виде она являет собой междисциплинарную науку. Ее связи — методические, концептуальные и дидактические — с рядом дисциплин очевидны.

Рассматривая связь этологии с другими дисциплинами, следует остановиться на двух моментах. С одной стороны, для понимания предмета изучения и успешного освоения главных достижений этологии необходима предварительная биологическая подготовка студента. Многие положения этологии базируются на данных *общей биологии* (происхождение видов, движущие силы эволюции, наследственность).

Этология выводит общие закономерности поведения и психики животных на основе частных данных, полученных на самых разных объектах (насекомые, рыбы, крысы, мыши, собаки, козы, свиньи и т. д.). Следовательно, до начала изучения этологии студент должен освоить курс *зоологии*. Тем более что зачастую систематика животных базируется на этологических особенностях животных (привычках, повадках). Ярким подтверждением правоты данного тезиса служат названия некоторых таксономических групп животных — класс млекопитающих, отряд грызунов, отряд хищников. Системы определения таксономического положения животных также используют особенности поведения. Скажем, в определителе животных средней полосы при установлении видовой принадлежности бобра и ондатры фигурирует тезис об их строительной активности в определенном возрасте. При определении видовой принадлежности ос, рыб, грызунов важно учитывать, какой образ жизни ведет животное: одиночный или групповой. В характеристике многих видов жи-

вотных содержится информация этологического характера, которая имеет ключевое значение для уточнения видовой принадлежности данной особи или группы животных (спектр питания, миграции, взаимоотношения с другими видами животных, наличие зимней спячки и многое другое). Можно уверенно заключить, что зоология теснейшим образом связана с наукой о поведении животных. По большому счету, зоология выполняет функцию донора информации для этологии.

Этология теснейшим образом связана и с *физиологией животных*. Без физиологических знаний невозможно ответить на вопросы Н. Тинбергена о том, каким образом животное выполняет тот или иной поведенческий акт. Что побудило животное на это действие (или отсутствие действия)? Чтобы получить ответ на первый вопрос, надо разобраться с механизмом мышечной деятельности, физиологией секреции, регуляцией кровообращения. На последний вопрос невозможно ответить без знания физиологии высшей нервной деятельности (ВНД). Раздел физиологии, который называют высшей нервной деятельностью, создал основы общей психологии и зоопсихологии.

Биохимия животных — еще одна область знаний, крайне важная для последующего изучения поведения животных. В основе многих поведенческих реакций лежат биохимические изменения животного организма. Так, пищевое и питьевое поведение возникает в ответ на изменение констант внутренней среды: изменение концентрации глюкозы, жирных кислот, аминокислот, изменения осмотического давления крови и других жидкостей животного организма. Половое поведение животных, проявление заботы о потомстве — все эти стереотипы связаны с биохимическими изменениями прежде всего гормонального свойства. Без биохимии не обойтись и при изучении эмоций животных, адаптации поведения к неблагоприятным факторам среды.

Наконец, нельзя не упомянуть связь этологии с *генетикой*. Не зная основных положений общей генетики, не понять и таких этологических вопросов, как врожденное поведение, индивидуальность стереотипических действий, эволюция поведения, изменчивость поведения как одного из механизмов адаптации к изменению условий жизни.

С другой стороны, востребованность этологии в высших учебных заведениях объясняется не только стремлением усилить биологическую подготовку будущих специалистов (животноводов, ветеринаров, охотоведов, биологов), но и необходимостью развития структурно-логических связей между теоретическими биологическими дисциплинами и дисциплинами клинического, технологического и экономического характера.

Так этология перекидывает мостик к *гигиене* и *зоогигиене*. Она позволяет на основе изучения пищевого поведения более объективно оценить пищевые потребности животных и разработать адекватные системы их кормления в условиях частичной или полной изоляции от среды обитания.

В таких отраслях животноводства, как свиноводство, скотоводство, коневодство, собаководство, этологические сведения об объекте разведения обеспечивают безопасное обращение с животными. Быки-производители, жеребцы, хряки, крупные собаки определенных пород в силу своих биологических особенностей обладают повышенным потенциалом агрессии. Для безопасного управления этими животными обслуживающий персонал должен иметь этологическую подготовку. Это в равной мере относится и к работникам зоопарка, цирка, частным питомникам собак породы кавказская, среднеазиатская, южнорусская овчарка. Животные редко нападают на человека внезапно, без предупреждения. Поэтому любой конфликт между человеком и животным можно предугадать и предотвратить. Но для этого человеку необходимы соответствующие знания

об агрессии животных как таковой и специфичности данного явления у разных видов животных.

Знание стереотипов поведения животных полезно и для студентов-ветеринаров, изучающих клинические дисциплины, поскольку во многих случаях диагностика патологий базируется на изменении поведения животных. Это относится к гастроэнтерологии, гинекологии, дерматологии, психиатрии.

Многие ошибки, которые возникают при строительстве помещений для животных, объясняются пренебрежительным отношением инженеров к рекомендациям этологии. Конфликты среди свиней на откорме, среди кур-несушек при клеточном содержании на птицефабриках, лактирующих коров, служебных собак, лошадей в конюшне или животных в условиях зоопарка имеют экономические последствия, поскольку отражаются на продуктивности и работоспособности животных, а также на их внешнем виде. Они возникают, когда животные в группе не подобраны по типу ВНД, возрасту или полу или не обеспечены достаточным пространством для отдыха. Сокращение фронта кормления (незнание особенностей группового поведения) также наносит экономический ущерб.

Прикладная этология имеет и более прямые связи с *экономикой*. Экономисты планируют и рассчитывают потребность животноводческого хозяйства в кормах, расходных материалах, энергоресурсах, транспорте. Незнание пищевого поведения, температурных предпочтений животных, видовых особенностей локомоций может привести к нерациональным затратам (перерасход кормов, недокорм животных, гибель молодняка при содержании в холодном помещении, травмы при перевозке в неправильно оборудованной технике). Ниже будет показано, что предубойное содержание животных влияет на качество мясной продукции. В последние годы потребитель стал обращать внимание не только на химические показатели продукции животноводства (содержание жира, холестерина, витаминов и т. д.), но и на то, в каких экологических и этологических условиях содержались животные. В европейских странах, а также в США, Австралии продукты, полученные от благополучных во всех отношениях животных популярны и реализуются по более высокой цене. В этих странах зародилась самостоятельная отрасль сельскохозяйственного производства — органическое сельское хозяйство, которое базируется на собственных принципах (севообороты и научно обоснованные приемы обработки почвы без применения химических средств, минимизация стрессов в животноводстве, щадящие технологии, гуманное обращение с животными, безболезненная эвтаназия).

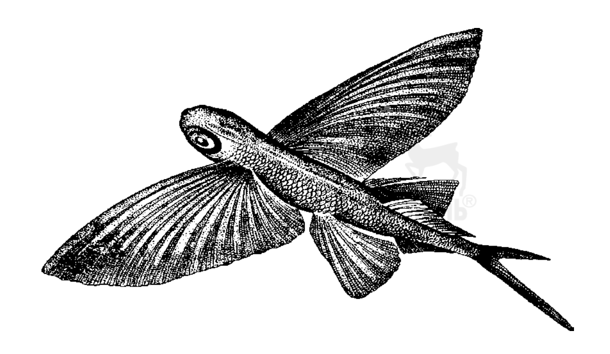
Таким образом, этология как междисциплинарная наука имеет все основания на присутствие в качестве обязательного учебного курса в учебных планах высших учебных заведений, которые ведут подготовку кадров по специальностям «зоотехния», «ветеринария», «биология».





ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ОРГАНИЗАЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА





Животные являются частью природы. Для того чтобы вид не выпал из биотопа, его отдельные представители должны постоянно оптимизировать свое состояние в соответствии с изменениями, происходящими во внешней среде. У животных имеется несколько выработанных эволюцией стратегий адаптации к среде обитания. Это морфологические изменения, которые обеспечили видовое разнообразие животного мира, физиолого-биохимическая реактивность и поведение животных. Последнее можно рассматривать как механизм срочной адаптации. Поведение позволяет уклониться от неблагоприятного фактора среды еще до того, как он нанесет повреждающий эффект. Так, рыбы быстро уходят из зоны водоема с низким уровнем кислорода, птицы улетают на юг с приближением холодов, а медведь строит берлогу и впадает в зимнюю спячку, уклоняясь таким способом и от холодов, и от бескормицы. Все поведенческие адаптационные механизмы обеспечивают оптимальные отношения между организмом и средой, в которой он существует. Остается стабильной температура тела у гомойотермных животных, осмотическое и онкотическое давление внутренней среды, химический состав крови, межклеточной жидкости и протоплазмы клеток. Поведенческие адаптационные механизмы обеспечивают и константность электрохимического состояния нервных структур.

К. Бернар, впервые обративший внимание на стабильность состава крови у животных, находящихся в различном физиологическом состоянии, и У. Кеннон, заложивший основы учения о гомеостазе, создали предпосылки для того, чтобы позже исследователи начали рассматривать поведение животных как фактор стабилизации физико-химических констант внутренней среды. Собственно, уже сам У. Кеннон, когда анализировал причины возникновения ощущений голода и жажды, рассматривал пищевое поведение животных как механизм стабилизации гомеостаза.

Помимо метаболических изменений поведенческие реакции предопределяют и чисто нервные явления, к которым можно отнести эмоции. Эмоции являют собой чувственную оценку внутренней потребности животного. А чувство субъективно. Поэтому одно и то же явление или раздражитель у разных индивидуумов может сопровождаться неодинаковой поведенческой реакцией. У особей с высокой эмоциональной возбудимостью ответная реакция на внешние раздражители может иметь неадекватный характер. Однако функциональной особенностью эмоций как раз и является то, что они усиливают сигнальное значение фактора, вызывающего из-

менения гомеостаза, чем обеспечивают срочную и однозначную реакцию на него. Чрезмерно бурная (т. е. неадекватная силе раздражителя) эмоция и следующая за ней избыточная ответная реакция животного оправдана в случае, когда факторы среды имеют большую биологическую значимость для животного, сиюминутную или отсроченную угрозу индивидууму или популяции. В такой ситуации животное перестраховывается и, например, надежно уклоняется от потенциально опасного (для здоровья или даже жизни животного) изменения среды обитания.

Индивидуальный поведенческий акт лежит в основе всех этологических проявлений жизни животных, начиная от груминга в форме почесывания за ухом и кончая сложными коллективными действиями, скажем, охотой волчьей стаи. Через действия индивидуума популяция и вид адаптируются к постоянно меняющимся условиям среды обитания. Поэтому для понимания этологических явлений разной биологической направленности и разной сложности исследователю необходимо иметь подробные представления об организации поведенческого акта у отдельно взятого животного.

Автор посчитал методологически оправданным разделить индивидуальный паттерн поведения животных на три составные части и провести анализ организации поведения отдельной особи по следующей схеме: сенсорные системы — локомоции — внутренние причины поведения. Автор осознает условность данного подхода при изучении поведения и допускает применение иных методических приемов (Д. Мак-Фарленд, 1988; О. Меннинг, 1982; Р. Хайнд, 1975; Р. Шовен, 1972; A. F. Fraser и D. M. Broom, 1997).



ГЛАВА 1

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКУЮ РЕАКТИВНОСТЬ ЖИВОТНОГО ОРГАНИЗМА

Успех адаптации индивидуума к изменениям, происходящим в среде обитания, зависит от своевременности обнаружения этих изменений. Скажем, сезонная миграция птиц на юг потеряет смысл, если птицы начнут перелет после того, как ляжет снег и покроются льдом водоемы. В пути они погибнут от холода, голода или врагов. Птицы реагируют на приближение холодов задолго до наступления зимы. Точно так же становятся бессмысленными всякие действия зайца, если лисе удалось приблизиться к нему вплотную и ухватить за шею. Поэтому заяц, как, впрочем, и любая другая потенциальная жертва любого хищника, обладает способностью фиксировать приближение лисы на достаточном удалении, когда еще не поздно избежать прямых контактов с ней.

Постоянный контроль за происходящими в среде обитания изменениями осуществляют сенсорные системы животного организма — зрительная, слуховая, тактильная, система химической и термической рецепции. Животное имеет систему органов, контролирующих изменения электромагнитного поля Земли, а также положение тела в пространстве (чувство равновесия). Фактически животный организм имеет системы слежения за изменением всех основных физико-химических параметров биосферы. Причем наиболее сложную структурно-функциональную организацию имеют сенсорные системы, предназначенные отслеживать параметры среды с широким диапазоном изменений. Таковыми являются, например, система зрения, слуха, химической рецепции. Те параметры среды, которые изменяются незначительно на протяжении жизни индивидуума, животными не контролируются или животные имеют к таким факторам слабо развитые низко чувствительные сенсорные системы.

В качестве примера, подтверждающего последний тезис, можно привести реактивность животных на изменение гравитационного поля, уровень развития зрительного анализатора у пещерных рыб, низкие адаптационные возможности рыб и других животных большого кораллового рифа к изменению температуры воды. А по отношению к некоторым физическим параметрам среды у животных в процессе эволюции вообще не выработалась чувствительность и не сформировались органы их рецепции. Так обстоит дело с радиоактивным излучением и магнитным полем Земли. Глобальные изменения этих параметров столь незначительны для отдельных поколений животных, что в процессе эволюции у них и не возникала необходимость их контролировать. Виды животных, историческое развитие которых исчисляется миллионами лет, имеют на своем вооружении сенсорные системы, бес-

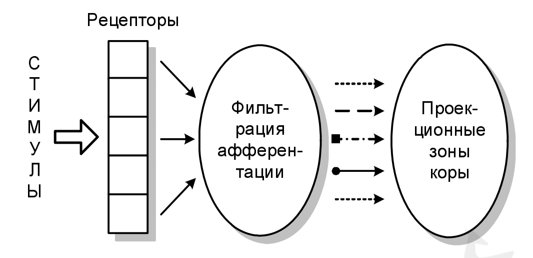


Рис. 2
Принципиальная схема сенсорной системы

полезные для эволюционно молодых видов. Так, древнейшие из рыб — акулы — имеют развитую систему органов рецепции электрического и магнитного полей Земли. Такая же система имелась и у ископаемых пресмыкающихся. Клопы и тараканы — ровесники динозавров — имеют повышенную устойчивость к радиоактивному излучению.

Все сенсорные системы, независимо от модальности воспринимаемого фактора среды, имеют одну и ту же принципиальную схему строения (рис. 2).

Морфологическую основу любой сенсорной системы (или анализатора) составляют несколько структур различной степени специализации. В зависимости от модальности стимула периферическая часть (рецепторная часть) анализатора может иметь различное строение (глаз, ухо, болевой рецептор, акустико-латеральный орган и т. д.).

У высокоразвитых животных центральная часть сенсорной системы представлена группой нейронов в проекционных зонах коры больших полушарий. Проекционные зоны занимают наружную поверхность коры больших полушарий. Выделяют зрительную (затылочную), слуховую (височную) и общечувствительную (теменную) зоны. В коре имеется также представительство обонятельного и вкусового анализаторов. Первичные и вторичные зоны коры составляют центральную часть анализатора в коре головного мозга.

Некоторые нейроны ассоциативных зон коры (гностические нейроны) избирательно реагируют на отдельные сложные стимулы. Они имеют большой запас лабильных пластических связей. Поэтому их функционирование лежит в основе распознавания как генетически детерминированных биологически значимых стимулов, так и стимулов, важность которых определилась в процессе приобретения животным личного опыта. В свою очередь, ориентировочно-исследовательское поведение животных имеет своим результатом образование новых синаптических связей у гностических нейронов и формирование гностической и познавательной систем.

По пути от рецептора к проекционной зоне коры афферентный сигнал подвергается существенной переработке: фильтрации, модуляции, усилению или ослаблению.

В проекционной коре и некоторых подкорковых структурах происходит синтез отдельных сенсорных потоков в сложные образы.

Периферическая часть анализаторов наземных животных является предметом изучения в курсе общей физиологии. Поэтому в данном разделе ограничимся лишь общими соображениями о роли рецепторного аппарата в обеспечении связи животного организма со средой обитания.

1.1. ХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗАТОР

Этот тип анализаторов обслуживают три рецепторных аппарата: обонятельный, вкусовой и аппарат общей химической рецепции. Эти три рецепторных аппарата являются высокоспециализированными морфологическими образованиями, обеспечивающими анализ химического состава среды обитания животных и пищи (рис. 3).

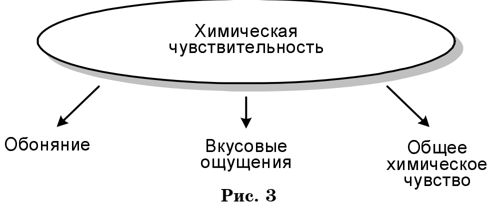


Рис. 3
Механизмы химической рецепции

У животных разной этологической принадлежности и разного эволюционного уровня развития можно обнаружить очень большие морфофункциональные особенности химического анализатора. В наибольшей мере этот анализатор развит у древних водных животных: скатов, акул, многих видов земноводных. С выходом на сушу роль химического анализатора теряет свою значимость, поскольку воздушная среда более однородна и стабильна по своему химическому составу в сравнении с водной средой. В то же время у наземных животных получают развитие другие анализаторы, необходимость в тонкой настройке которых определяется новыми условиями жизни.

У наземных животных утрачивается общее химическое чувство, а у некоторых групп животных дополнительно притупляется и обоняние.

Под *обонянием* (ольфакторная сенсорика) понимают рецепцию специфических веществ, находящихся в воде или в воздухе в малой концентрации. Обонятельные рецепторы обладают высокой чувствительностью и избирательностью и улавливают отдельные молекулы вещества в большом объеме воды или воздуха, т. е. они являются дистантными рецепторами, позволяющими животным в разных средах обитания ориентироваться по запаху.

Контактные хеморецепторы возбуждаются при непосредственном соприкосновении с химическим веществом, например пищей. Этот тип рецепторов лежит в основе *органов вкуса*. Они возбуждаются сравнительно узким кругом химических веществ.

Кроме того, у водных животных имеются малоспецифичные и низкочувствительные хеморецепторы. Они приходят в возбуждение при раздражении веществами различной химической природы. Их часто называют рецепторами *общего химического чувства*. Эти рецепторы призваны обеспечивать защитную реакцию первичноводных животных на губительные для организма изменения химического состава водной среды обитания. Общее химическое чувство возникает при химическом раздражении свободных нервных окончаний тройничного, блуждающего и некоторых спинномозговых нервов рыб.

Деление хеморецепторного аппарата водных животных на три функционально различающихся вида достаточно условно, поскольку, скажем, вкусовые ощущения складываются в результате афферентного синтеза импульсации, поступающей и от органов вкуса, и от органов обоняния. Пища с неприятным запахом невкусна для животных, так же как и пища без ожидаемого запаха имеет низкую привлекательность. Вкусовые ощущения животных складываются в результате раздражения вкусовых почек и механорецепторов ротовой полости, а у рыб дополнительно головы, усиков и плавников.

Неблагоприятные изменения химического состава воды в водоеме (например, накопление аммиака, изменение pH), раздражающие рецепторы общего химического чувства, искажают и вкусовые, и обонятельные ощущения у рыбы. Посторонние сильные неприятные запахи затормаживают работу вкусового анализатора у наземных животных.

ОЛЬФАКТОРНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Биологическое значение запахов в жизни животных трудно переоценить. Химические раздражители воздействуют на рецепторы длительное время, т. е. не исчезают, как свет или звук. Обонятельный анализатор относится к анализаторам дистантного типа. При помощи обоняния животные получают информацию, находясь на большом удалении от источника запаха. Во многих ситуациях ольфакторная рецепция является единственно возможным путем получения информации. Например, затаившийся враг может настолько замаскироваться, что его обнаружение невозможно при помощи иных сенсорных систем.

Как в водной, так и в воздушной среде пахучий след может сохраняться достаточно долго. Это облегчает жизнь животных при поиске пищи, обнаружении сородичей, а также при уклонении от встречи с врагами. У животных хорошая память на запахи.

Количество пахучих веществ велико, и они не поддаются классификации. В экспериментах рыбы успешно определяют возраст, стадию половой зрелости, иерархическое положение своего партнера, полагаясь исключительно на органы обоняния. Хищные рыбы оставляют в воде кайромоны — сигнальные вещества, выдающие присутствие хищника. Аналогичным образом поддерживаются связи между отдельными индивидуумами и у наземных животных, т. е. химические вещества и ольфакторная рецепция служат каналом эффективной внутривидовой и межвидовой коммуникации. Мигрирующие рыбы безошибочно определяют по химическому составу воду водоема, в котором они появились на свет. В той или иной степени обоняние развито у всех без исключения животных, поскольку филогенетически химическая рецепция является самой древней формой контроля за средой обитания.

Макросоматики — это животные с хорошо развитым обонянием. В эту группу попадает абсолютное большинство животных.

Микросоматики — животные со слабо развитым обонянием — находятся в явном меньшинстве. Это птицы и некоторые млекопитающие (киты и приматы). Строго говоря, любая клетка животного организма являет собой хеморецептор, поскольку связь между клетками осуществляется прежде всего за счет химических веществ. Поэтому существование микросоматиков как эволюционного явления связано с тем, что некоторые группы животных на определенном этапе своего развития утратили биологическую необходимость контролировать химический состав среды обитания и приобрели другие, более значимые для них, органы чувств и средства коммуникации.

У водных животных строение органов обоняния специфично и отражает их водный образ жизни. К *органам обоняния* относят следующие парные (за исключением круглоротых) образования: ноздри, ольфакторные мешки, обонятельные нервы, обонятельные луковицы. У большинства видов рыб ноздри располагаются на верхней челюсти и ведут в ольфакторные (обонятельные) мешки.

Обонятельный мешок имеет сложное макро- и микростроение. Каждый мешок имеет вводное и выводное отверстие, через которые вода входит и после анализа удаляется из мешка. Дно мешка имеет складчатое строение. Количество складок варьирует от двух до нескольких сотен. Кроме того, выделяют складки второго и третьего порядка. Есть мнение, что от количества складок (следовательно, обонятельной площади) зависит острота обоняния. Однако это обобщение справедливо для водных животных в целом. Среди рыб же имеются виды с хорошим обонянием, но с малым (всего 10–15) количеством складок (например, лососевые рыбы). У судака посредственное обоняние, но количество складок в 2–3 раза больше. Очевидно, что острота обоняния зависит и от микростроения слизистой оболочки ольфакторных мешков. Складки мешков имеют и еще одно назначение: они обеспечивают определенную турбулентность воды при ее движении через ольфакторные мешки. Интенсивность и характер циркуляции воды играют большую роль в процессе рецепции запахов.

Экспериментальные измерения показали, что угорь может менять скорость движения воды в мешках в пределах от 2 до 10 см в секунду.

Рыбы, имеющие добавочные обонятельные мешки, увеличивают скорость воды до 300 см/с даже при неподвижных челюстях.

Обонятельный эпителий, выстилающий ольфакторные мешки, имеет сложную микроструктуру, отдаленно напоминающую микроструктуру сетчатки глаза. Ольфакторные мешки соединяются с обонятельными луковицами при помощи *обонятельного нерва*. Его длина зависит от места расположения луковиц.

Не менее эффективны органы обоняния и у наземных животных. Например, поверхность обонятельного эпителия слизистой оболочки у собаки составляет 60–200 $см^2$ против 2–3 $см^2$ у человека. Число рецепторных клеток в составе обонятельного эпителия у собаки достигает 200 млн (у человека — не более 20 млн).

Ольфакторная афферентация в *обонятельных луковицах* подвергается первичной обработке. В луковицах аксоны рецепторных клеток образуют синапсы с дендритами вторичных обонятельных нейронов. Аксоны последних формируют обонятельные тракты, нисходящие в составе латерального и медиального пучков в передний мозг.

При регистрации электрических возбуждений обонятельных луковиц у лососей выяснилось, что различные химические вещества (аминокислоты, запахи рыб, спирты, эфиры, кетоны и др.) при раздражении ольфакторных мешков вызывают различную электрическую реакцию обонятельных луковиц. При этом в активное состояние приходят разные участки обонятельных луковиц, а их электрический ответ характеризуется различной величиной потенциала, частоты и ритма. У всех рыб, независимо от уровня организации их органов обоняния, отмечена более высокая ольфакторная чувствительность к сложным органическим веществам или их комбинациям. Так, у рыб с хорошо развитым обонянием (угорь, сом, налим) и у рыб с менее развитым чувством обоняния (щука, окунь) более сильный электрический ответ на обонятельных луковицах получали при раздражении ольфакторных мешков экстрактами кожи и гонад от рыб своего вида. Однако чувствительность рыб к очищенным протеинам и липоидам из этих экстрактов была существенно ниже.

Для наземных позвоночных животных обоняние не менее важно, чем для водных животных. Это наглядно подтверждает степень развития обонятельных долей головного мозга. При этом, чем большую роль играет обонятельная сенсорная система в жизни животного, тем лучше развит у него «обонятельный» мозг. Например, при сопоставлении собаки и человека обнаружилось, что обонятельные доли у собаки в 35 раз больше, чем у человека[11]. Отмеченные морфологические различия в строении обонятельного аппарата собаки и человека обеспечивают животным и более высокую чувствительность к запахам разного рода. Экспериментальные исследования показали, что порог восприятия ольфакторных стимулов собакой оценивается в 106–108 раз ниже по сравнению с чувствительностью человека.

Следует признать, что интимный механизм распознавания запахов до последнего времени оставался неясным. Наибольшую популярность имели физическая и химическая теории обоняния (теория семи базовых запахов Эймура). В настоящее время теория Эймура и другие теории представляются интересными лишь с точки зрения эволюции знаний человека об ольфакторной рецепции. Теория семи запахов несостоятельна уже потому, что в природе обнаруживается и воспринимается животными свыше 10 тыс. запахов. В 90-е гг. XX в. произошел настоящий прорыв в этой области, и теория Эймура утратила свою научность. Последовал шквал экспериментальных работ, которые раскрыли интимный механизм рецепции одоральных раздражителей и формирования запаховых образов у животных и человека. Наиболее заметный вклад в расшифровку одоральной сенсорики внесли аме-

[11] *Vadurel A., Gogny M.* L'odorat du chien: aspects physiologiques et facteurs de variation // Point Vot. 1997. № 28 (181). P. 1037–1044.

риканские ученые Ричард Аксель и Линда Бак. В 2004 г. они были награждены Нобелевской премией за выдающийся вклад в развитие науки[12].

По последним данным, рецепции и анализу возникающей ольфакторной афферентации поддается около 10 тыс. летучих химических веществ.

В соответствии с современными представлениями обнаружение и распознавание запахов осуществляют белки-рецепторы, входящие в состав мембраны дендритов нейронов обонятельного эпителия носовых полостей.

Каким же образом органы обоняния справляются с таким объемом стимулов из внешней среды? Задача усложняется тем, что при таком количестве одорантов молекулы запаховых веществ имеют самую различную форму и химические свойства. Доказано, что принцип распознавания запахов аналогичен распознаванию антигенов иммунной системой. Как в случае с иммунной системой, в основе узнавания запаховых молекул и их дифференцировки лежит большое разнообразие белков-рецепторов в обонятельном эпителии.

По последним представлениям, в ольфакторной рецепции участвуют около 1000 типов белков-рецепторов. Каждый тип рецепторов связан с группой нейронов обонятельного эпителия, аксоны которых уходят прямо к обонятельной луковице. Далее аффентация направляется в обонятельную зону коры больших полушарий, где и происходит окончательное формирование запахового образа.

Если существует столь широкое разнообразие белков-рецепторов, то они должны детерминироваться примерно таким же количеством генов. Впервые гены одоральных рецепторов были обнаружены в 1991 г. у крыс[13].

[12] Press Release: The 2004 Nobel Prize in Physiology or Medicine. Http // Nobelprize.org.

[13] *Buck L., Axel R.* A novel multigene family may incode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition // Cell. 1991. No 65. P. 175–187.

Вслед за этим эпохальным открытием последовала серия экспериментов, доказавших наличие генов и соответствующих белков-рецепторов, обеспечивающих восприятие запахов, у всех млекопитающих, включая человека (L. Buck, 1992; G. Glusman et al., 2001; J. M. Young et al., 2002; X. Zhang, S. Firestein, 2002), а также у птиц (D. Malakoff, 1999).

Работы по изучению генома человека и мыши позволили подсчитать общее количество генов, экспрессирующих одоральные белки-рецепторы. У человека таковых оказалось 950, а у лабораторной мыши — 1500. По объединенным подсчетам экспертов разных стран, у человека и мыши гены, кодирующие белки-рецепторы обонятельного эпителия, составляют 3–5% от общего количества генов[14].

Хромосомная локализация и последовательность расположения генов, экспрессирующих белки-рецепторы обонятельного эпителия, изучены и описаны для целого ряда животных: приматов (S. Rouquier et al., 2000), собак (L. Issel-Tarver, J. Rine, 1996), дельфинов и целоканта (J. Freitag et al., 1998), цыплят (S. Nef et al., 1996), лягушек (J. Freitag et al., 1995), рыб (J. C. Dugas, J. Ngai, 2001), плодовых мух (K. Scott et al., 2001), нематод (H. M. Robertson, 2000). По данным P. A. Goodfrey et al. (2004), у мышей гены, кодирующие белки-рецепторы одорального эпителия, разбросаны по 17 хромосомам из 20 имеющихся в геноме. Они организованы в 51 локус. Белки отдельных локусов распознают близкие по свойствам одоранты (B. Malnic, P. A. Goodfrey, L. Buck, 2004). Но один и тот же одорант может распознаваться сразу несколькими локусами.

Следует подчеркнуть, что доказательства экспрессии одоральных рецепторов с локализацией в обонятельном эпителии установлены лишь для узкого круга генов.

[14] International Human Genome Sequencing Consortium (2001). Initial sequencing and analyzing of the human genome // Nature. 2001. No 409. P. 860–921.

Так, у мыши только гены 13–20, а у человека гены 21–24 экспрессируют белки обонятельного эпителия. Другие гены также экспрессируют белки с чувствительными свойствами по отношению к различным одорантам. Но локализация этих белков не связана с органами обоняния. Например, продукты экспрессии генов 30–35 обнаруживают в тканях семенников. Белки, экспрессированные генами 36–39, выделяются из вкусовых почек языка. В предстательной железе присутствует одоральный белок-рецептор, являющийся антигеном гена 40. Кроме того, одоральные белки выделяют из стволовых клеток эмбриона и эритроидных клеток красного костного мозга.

Пока остается загадкой, какую роль рецепторные белки, специализированные на распознавание запаховых веществ, играют в составе органов и тканей, не имеющих отношения к обонянию. Высказывается предположение, что эти белки могут регулировать процессы морфогенеза и органогенеза, поскольку обладают избирательной способностью к рецепции молекул разного строения и химических свойств (M. Parmentier et al., 1992; A. Branscomb et al., 2000). Однако высказывается и другое предположение. Одоральные белки вне органов обоняния представляют собой «генетический мусор», т. е. их присутствие вне органов обоняния не имеет функционального значения[15].

Количество одорально специализированных белков-рецепторов у разных видов животных различно и, вероятно, отражает чувствительность органов обоняния у того или иного вида. У рыб из обонятельного эпителия выделено около 100 рецепторных белков, у человека — более 300, а у мыши — около 1000 (P. A. Goodfrey, B. Malnic, L. Buck, 2004)[16]. Размер семейства и химическое разнообразие белков в составе семейства одоральных белков-рецепторов предопределяют практически безграничные способности органов обоняния находить и распознавать широчайшую гамму запахов.

Белки-рецепторы работают на основе комбинаторного принципа, а рецепторные нейроны обладают способностью кодирования каждого запаха. Отдельные рецепторы распознают несколько одорантов. В то же время отдельные одоранты распознаются группой рецепторов. Однако при этом различные одоранты воспринимаются и кодируются различными комбинациями белков-рецепторов. B. Malnic, J. Hirono, L. Buck (1999) подчеркивают, что если даже одорант кодируется только тремя рецепторами, то потенциально может сформироваться около миллиарда различных афферентных кодов.

Все семейство белков-рецепторов летучих химических веществ подразделяют на подсемейства на основе близости их первичной структуры. Экспериментально установлено, что белки, образующие одно подсемейство, участвуют в распознавании запахов одного типа. Но отдельные члены подсемейства способны распознавать разные варианты запахов одного типа (K. Kajiva et al., 2001). Например, два рецепторных белка мышей, принадлежащих к одному подсемейству, распознают группу алифатических одорантов. Но один из них кодирует n-алифатический алкоголь с 5–7 атомами углерода, а другой распознает и кодирует n-алифатические кислоты с 7–9 атомами углерода.

Изучение свойств белков-рецепторов мыши и человека показало, что большинство подсемейств имеются у обоих видов. Из 241 подсемейства белков мышей 157 (65%) обнаружены и у человека (P. A. Goodfrey et al., 2004). Из 172 подсемейств одоральных рецепторов человека 150 (87%) имеются у мышей. Различная острота обоняния человека и мышей определяется тем, что человек имеет в составе обоня-

[15] *Young J. M., Trask B. J.* The sence of smell: genomics of vertebrate odorant receptors // Human Molecular Genetics. 2002. Vol. 11. No 10. P. 1153–1160.

[16] *Goodfrey P. A., Malnic B., Buck L.* The mouse olfactory receptor gene family // Neuroscience. 2004. Vol. 101. No 7. P. 2156–2161.

тельного эпителия только 37% белков-рецепторов из репертуара мышей, в то время как мыши имеют 71% белков-рецепторов, обнаруженных у человека.

Размер подсемейств белков-рецепторов различен. Например, у мышей 94 подсемейства включают только один белок, 40 подсемейств — два белка. Однако 8 подсемейств образованы несколькими десятками белков.

Отдельно нужно остановиться на роли еще одного органа химической рецепции — *органе Якобсона* (сошниково-назальный орган). Этот орган хорошо развит у таких животных, как кошки, псовые, грызуны, жвачные и лошади. У человека он отсутствует. Этот орган расположен в области сочленения сошника и носовых костей (рис. 4).

Орган Якобсона представлен двумя хрящевыми трубочками, лежащими справа и слева от вентрального края носовой перегородки. Слепой конец трубочек доходит до уровня 3–4-го коренного зуба. Парные входы в каналы расположены над резцами верхней челюсти. Орган имеет обильное кровоснабжение и богатую иннервацию. Оба канала органа Якобсона выстланы хорошо развитой слизистой оболочкой, нашпигованной чувствительными нервными окончаниями (обонятельными рецепторами), и заполнены слизистой жидкостью.

Активизация органа Якобсона у лошадей и кошек имеет своеобразное этологическое проявление, известное как реакция Флешмана. Животное поднимает и сморщивает верхнюю губу и нос, что придает кошке или лошади забавный «смеющийся» вид. С полуоткрытым ртом животное совершает движения языком, напоминающие процесс лакания жидкости. На самом деле таким приемом животное нагнетает воздух в ротовую полость и закачивает его в каналы органа Якобсона. Далее пахучие вещества адсорбируются на поверхности слизистой оболочки каналов и связываются специфическими белками — G-протеинами. Комплекс «пахучее вещество–G-протеин» транспортируется через слой слизи к чувствительным нервным окончаниям, в которых формируется потенциал действия. Слизистая оболочка органа Якобсона обладает функциональной избирательностью. Ею улавливаются лишь определенные пахучие вещества. Высокую специфическую чувствительность рецепторного аппарата органа Якобсона обеспечивает особый процесс рецепции пахучих веществ. Нервные окончания настроены лишь на контакт со строго определенной химической молекулой (возможно, феромоном). Однако в случае распознавания рецептором ожидаемого химического вещества его потенциал действия нарастает лавинообразно.

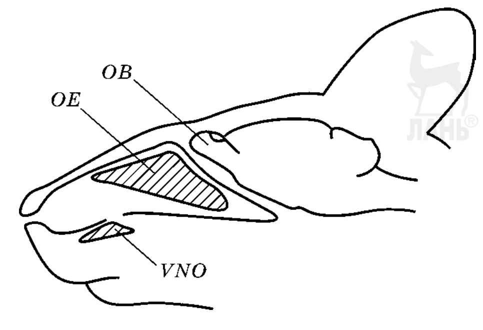


Рис. 4
Расположение органа Якобсона у мыши:
VNO — орган Якобсона, *OE* — обонятельные мешки, *OB* — обонятельная луковица.

У грызунов полости органа Якобсона соединены проходом с носовой полостью. Одоранты, растворенные в слизи обонятельного эпителия, через этот проход накачиваются в трубочки органа Якобсона за счет изменения кровотока в последнем (A. Berghard, L. Buck, E. Liman, 1996). Рецепция феромонов в чувствительном эпителии сошниково-назального органа осуществляется тем же самым образом, что и в обонятельном эпителии. Рецепторные нейроны направляют свои аксоны в обонятельные луковицы. Аксоны от рецепторов обонятельного эпителия и эпителия органа Якобсона идут параллельно. Но аксоны релейных нейронов обонятельных луковиц далее расходятся. Если пути

ольфакторной рецепции направляются в кору больших полушарий, включая фронтальную область, то афферентный поток сошниково-назального органа уходит в структуры гипоталамуса, связанные с размножением животных (J. E. Krettek, J. L. Price, 1978).

Нейроны обонятельного эпителия и эпителия органа Якобсона имеют много общих свойств, но отличаются от нейронов, входящих в состав других нервных структур. Они являются биполярными клетками.

В процессе эмбриогенеза первичными являются клетки обонятельного эпителия. Позже за счет дифференцировки этих нейронов возникают нейроны органа Якобсона. И первые, и вторые относятся к короткоживущим клеткам. Они постоянно отмирают, но замещаются молодыми нейронами, которые на протяжении всей жизни животного образуются из популяции местных стволовых клеток (P. C. Barber, G. Raisman, 1978). Связывание одоранта с рецептором сопровождается накоплением цАМФ в нейроне, который открывает мембранные каналы с последующей деполяризацией и образованием потенциала действия.

Орган Якобсона является морфологическим образованием, крайне чувствительным к узкой группе летучих химических веществ (феромонов). В гипоталамус и лимбическую систему (миндалины) под влиянием всего лишь одной молекулы феромона поступает мощный нервный импульс, который формирует специфическую поведенческую реакцию животного. Выше уже отмечалось, что реакция Флешмана наблюдается почти у всех самцов лошадей, КРС, кошек, собак, грызунов. Кастрация элиминирует эту реакцию.

Среди самок лишь небольшая часть животных реагирует на феромоны реакцией Флешмана. Однако у всех самок можно экспериментально вызвать реакцию Флешмана, если самке нанести на корень языка каплю мочи или экспериментально ввести в ее организм мужской половой гормон тестостерон.

Таким образом, орган Якобсона служит прежде всего инструментом, который позволяет самцам дистантно выявлять в своем окружении самок, готовых или готовящихся к спариванию. Его функциональная активность возникает на фоне высокого уровня тестостерона в крови животных, а следствием его активизации является формирование половой доминанты самца с соответствующими поведенческими стереотипами.

Все гипотезы, включая экспериментально аргументированную гипотезу Р. Акселя и Л. Бак, имеют одно слабое место. Они предполагают обязательный контакт ольфакторных мешков с химическим веществом. Однако если принять во внимание чрезвычайно высокую обонятельную чувствительность некоторых рыб и насекомых, то можно предположить, что распознавание одоранта рецептором происходит и без непосредственного с ним контакта.

В ряде случаев чувствительность рыб к отдельным химическим веществам настолько высока, что вероятность попадания этого вещества в обонятельные мешки очень низка. Так, доказано, что мигрирующие лососи находят свои места нереста в значительной мере благодаря обонянию. Предполагают, что рыбы ощущают «запах» родной реки за тысячи километров. Однако многие специалисты сомневаются в том, чтобы рыбы при таком разбавлении одорантов родной реки могут их использовать для ориентации при многокилометровых миграциях. При смешении речной воды с морской водой происходит, во-первых, сильное разбавление гипотетических одорантов. Во-вторых, в морской воде одоранты реки подвергаются или полному окислению (органика), или химическим преобразованиям (минеральные компоненты). В любом случае, эти видоизмененные одоранты не могут оставаться маркерами на пути миграции рыб к местам нереста.

Голодные акулы обладают феноменальной чувствительностью и определяют местоположение своей жертвы на расстоянии в несколько сот метров. Поймав одорант, акула направляется к жертве по прямой траектории, хотя химический след в воде никогда не имеет прямолинейной траектории.

Лосось чувствует сок креветки в разбавлении 1:1 000 000. Угорь «ощущает» фенилэтиловый спирт в концентрации $0{,}5 \cdot 10^{-18}$ мг/л. Карась и данио проявляли защитную реакцию на кумарин в концентрациях 10^{-18} М. Сомы «унюхивают» бутиловый спирт в концентрации 10^{-15} М.

Для положительной ольфакторной реакции угрю достаточно ввести в ноздрю одну молекулу одоранта. Невероятно, чтобы одна молекула вещества могла возбудить рецепторный аппарат напрямую.

С другой стороны, нервный ответ на запах у рыб имеет *характер двухфазного процесса*. Первую кратковременную фазу провоцирует не одорант, а струя воды, омывающая обонятельный эпителий.

Вторая фаза электрической активности обонятельных луковиц сопровождается возможным контактом обонятельного эпителия с одорантом.

В экспериментах с разными концентрациями водорастворимых одорантов у рыб выявлена низкая дифференциальная чувствительность органов обоняния, т. е. электрореактивность обонятельных луковиц изменяется после того, как концентрацию раздражителя повышают на порядок или более.

После анализа вышеизложенного можно высказать предположение о том, что распознавание одоранта у разных видов рыб может протекать по нескольким схемам.

Во-первых, для рыб с низкой обонятельной чувствительностью, действительно, необходим контакт одоранта со слизистой оболочкой обонятельных мешков. Без такого контакта рецепторные клетки не возбуждаются. Количество молекул одоранта должно быть большим и количество нейронов, вступивших в контакт с одорантом, должно быть большим. В противном случае рыбы запах не чувствуют.

Во-вторых, для рыб с хорошо развитым обонянием также важен контакт одоранта со слизью обонятельных мешков. Однако для запуска ольфакторной реакции требуется меньшее количество молекул одоранта, так как одорант вступает во взаимодействие со слизью, которая изменяет свои свойства таким образом, что это приводит к активизации чувствительных клеток обонятельного эпителия.

Реактивность слизи имеет волновой характер, и поэтому для ее активизации требуется всего несколько молекул одоранта. Таким образом, слизь является активным участником распознавания одоранта. Вероятно, адсорбционная способность слизи видоспецифична. Ее химический состав и структура запрограммированы на адсорбцию определенных химических веществ.

В-третьих, у рыб с очень хорошим обонянием (акулы, угри, сомы) возможна детекция запахов в воде без непосредственного контакта с одорантом. Для них достаточен контакт обонятельного эпителия с водой, в которой некоторое время назад был растворен одорант. Вода обладает химической памятью: после контакта с химическими веществами, сопровождающимся образованием раствора, вода меняет свои свойства (за счет водородных связей формируются грозди, цепочки и другие конструкции из 2, 3 и далее молекул H_2O, напоминающие полимерные цепочки, которые могут иметь и вторичную структуру).

Такая вода, даже не содержащая одоранта, воздействует на слизь обонятельного эпителия с последующей активизацией обонятельных рецепторов. С этой позиции становится понятной способность акул чрезвычайно быстро и точно определять местоположение своей жертвы. При этом одоральный след, строго говоря, не является таковым. Акула использует не одорант, а след (изменения структуры воды) на воде от него.

Распознавание запахов, независимо от схемы детекции одорантов, производят нейроны обонятельного эпителия. Даже если признать существование одного типа нейронов в обонятельном эпителии, этого достаточно для распознавания запахов, так как нейрон может находиться в трех морфофункциональных состояниях и содержать на булавообразном утолщении большое количество белков-рецепторов к различным одорантам.

Органы обоняния обладают высокой чувствительностью и у наземных животных. Например, самец тутового шелкопряда определяет присутствие самки по одной молекуле феромона бомбикола, который выделяется абдоминальной железой самки. Данное вещество формирует поведенческий ответ самца, который заключается в следующем. Поймав молекулу бомбикола, самец шелкопряда разворачивается против ветра и отыскивает самку для спаривания. Самец в состоянии найти самку, которая находится от него на большом удалении (до 8 км).

Высокой чувствительностью и памятью на химические вещества обладают многие насекомые. Скажем, пчелы легко запоминают запах цветов, который приносит в улей пчела-разведчица. Запомнив этот новый запах, рабочая пчела отправляется на поиски его источника и находит его, несмотря на большую удаленность (до 10 км) нового источника взятка.

Считается, что у большинства птиц обоняние не отличается остротой. А вот у млекопитающих обоняние в жизни играет большую роль.

У *взрослых кошек* органы химической рецепции более развиты и выполняют широкий круг обязанностей по изучению внешней среды. Кошка недоверчиво относится ко всем новым объектам и другим особям, попадающим в поле ее зрения и слуха, до тех пор пока не сможет их обнюхать.

Верхние дыхательные пути кошки на уровне носовых ходов имеют сложную анатомическую структуру. При дыхании воздух поступает в средний, общий и нижний носовые ходы и лишь его малая часть уходит в носовой лабиринт и околоносовые пазухи. Основной поток через хоаны направляется к носоглотке, а далее в трахею. Если в составе вдыхаемого воздуха кошка почувствовала необычный запах, она приостанавливает ритмичное дыхание и начинает принюхиваться. При этом воздушный поток радикально перераспределяется по носовым ходам. Большая часть воздуха засасывается в верхний носовой ход, где удерживается до завершения анализа. Система извитых ходов, каналов и складок вынуждает воздух двигаться не прямолинейно, а с завихрениями. Следовательно, пахучие вещества (ароматизированные молекулы разной химической природы) неизбежно вступают в контакт со слизистой обонятельного лабиринта. Слизистая оболочка обонятельного лабиринта и носовой полости в целом у кошки имеет большую площадь — около 30 см^2 — и содержит не менее 200 млн обонятельных рецепторов. Для наглядности укажем, что у человека или, скажем, у кролика в расчете на ту же массу эти показатели на порядок ниже.

Потенциал действия, возникающий в чувствительных клетках, по миелинизированным нервным волокнам быстро передается в обонятельные луковицы переднего мозга. В конечном счете кодированный сигнал от обонятельных рецепторов поступает в обонятельный центр больших полушарий для идентификации и в лимбическую систему, которая отвечает за эмоционально-мотивационное состояние животных. Отдельные химические вещества, например ненасыщенная жирная кислота *непатолактон*, вызывает такое сильное возбуждение лимбической системы, что поведение кошки становится столь неадекватным, что многие исследователи действие непатолактона сравнивают с наркотическим опьянением кошки.

Такие травы, как валериана (Valeriana officinalis) и кошачья мята (Nepeta cataria)

вызывают у кошек нескрываемый интерес именно благодаря присутствию в них специфических веществ. Кстати, непатолактон и валериановая кислота выполняют роль феромона у кошек, отсюда и повышенный к ним интерес со стороны всех самцов. Часть самок не реагирует на непатолактон. Интересно, что после введения самкам мужского полового гормона тестостерона у самок возникает интерес к феромонам.

Исследователи семейства кошачьих утверждают, что высокую чувствительность к кошачьей мяте демонстрируют все виды кошек, включая таких крупных животных, как львы и тигры. У всех представителей Felinidae клеточный генетический аппарат содержит аутосомный ген, определяющий реакцию животных на непатолактон. Эта реакция стереотипична для всех видов в пределах семейства и практически не имеет видовых особенностей. Почувствовав валериану или мяту, кошка некоторое время тщательно обнюхивает растение. Далее следует жадное пожирание травы. Причем характер поедания травы сродни нанесению смертельного укуса. Животное возбужденно набрасывается на растение и наносит укусы, используя премоляры, как при захвате за шею грызуна. После насыщения травой животное начинает кататься по земле, судорожно подергивается всем телом и громко вокализирует, чем напоминает наблюдателю удовлетворенную после спаривания с котом кошку. Реакция на мяту у всех кошек длится примерно 10 минут и прекращается так же внезапно, как и начинается.

У маленьких котят слизистая носовой полости имеет сложную неровную извилистую поверхность, в результате просвет носовых ходов у них даже в норме чрезвычайно мал. Это создает благоприятные условия для улавливания и анализа запахов, но создает проблемы при некоторых патологиях. При воспалении слизистой (элементарный ринит) у котят возникают большие проблемы с дыханием. Носовые ходы могут быть полностью перекрыты слизью, а вдох становится невозможным физически.

У *собак* химическая сенсорика представлена, как и у абсолютного большинства наземных позвоночных, обонянием и вкусовой рецепцией. Первостепенное значение для формирования правильных поведенческих реакций у собаки имеет обоняние. Обоняние собаки на три порядка острее, чем у человека. Площадь обонятельной зоны слизистой носа у собаки средних размеров составляет 85 $см^2$, число рецепторных клеток — $2{,}3 \cdot 10^8$. Количество рецепторов у человека составляет величину в 20 раз меньшую. Обонятельные клетки (нейроны) собаки имеют специфику в своем строении. А именно, на периферическом конце такого нейрона выявлено огромное количество выростов (ресничек) диаметром 0,1 мкм и высотой 1–2 мкм. За счет подобных структурных особенностей у обонятельного нейрона многократно увеличивается реакционная способность, т. е. возможность плотного контактирования с одорантом. Обонятельные доли головного мозга собаки в 4 раза больше по сравнению с мозгом человека[17].

У собаки специфичен и механизм «принюхивания». Молекулы, которые являются носителем запаха, поступают в носовую полость с вдыхаемым воздухом. При спокойном дыхании примерно 7% вдыхаемого воздуха контактирует с обонятельным эпителием. В случае, когда животное заинтересовалось каким-то одорантом, оно изменяет механизм вдоха и выдоха. Собака начинает совершать частые и поверхностные вдохи и выдохи (воздух при этом не достигает легких), прокачивая его через носовые раковины, верхний носовой проход и пазухи решетчатой кости (см. рис. 5).

В случае, когда собака принюхивается, скорость движения воздуха по носовым

[17] *Блохин Г. И., Гладких М. Ю., Иванов А. А и др.* Кинология. М., 2001.

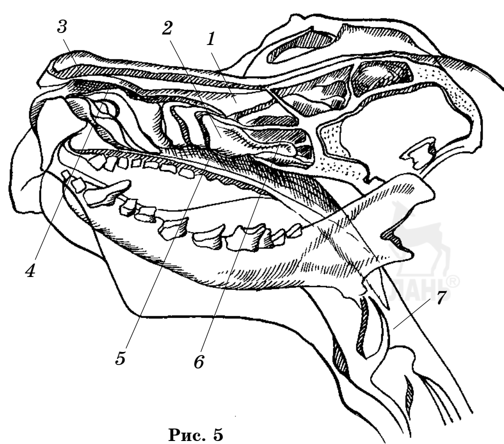


Рис. 5
Структуры носовой полости, в которые закачивается воздух в случае принюхивания собаки:

1 — верхняя носовая раковина; *2* — нижняя носовая раковина; *3* — верхний носовой проход; *4* — средний носовой проход; *5* — нижний носовой проход; *6* — пазухи решетчатой кости; *7* — глотка.

проходам достигает 1 л/с. Это в 10 раз быстрее, чем при спокойном дыхании животного.

Чувствительность животных к ольфакторным раздражителям среды обитания не постоянна. Она зависит от ряда обстоятельств. Так, острота обоняния повышена у голодной собаки и понижена у животных после кормления. В одинаковых условиях суки более чувствительны к запахам по сравнению с кобелями. В то же время обонятельная чувствительность суки в разные периоды полового цикла не одинакова. По мере старения животного ольфакторная чувствительность снижается.

Собаки обладают способностью к тонкой дифференцировке запахов, т. е. могут выделять слабый запах на фоне других сильных запахов. Это качество собак используется человеком в повседневной жизни (следовая работа, поиск наркотиков и оружия, обнаружение человека под снегом после схода лавины). Интересно, что по запаховому следу собака не только определяет присутствие объекта, но и направление его движения. В следовой работе собака фиксирует малейшие нюансы интенсивности запаха, которая возрастает в сторону удаляющегося объекта. Наилучшие условия для следовой работы складываются тогда, когда температура земли несколько выше температуры воздуха. При этом летучие вещества, входящие в состав запаха следа, испаряются и держатся в прилегающих к земле слоях воздуха.

Таким образом, обоняние имеет исключительное значение в процессе взаимодействия животных с окружающей средой. Все виды животных в той или иной мере используют обоняние для поиска пищи, для внутри- и межвидового общения, для ориентации при миграциях, для поиска благоприятных сред обитания. Высокая чувствительность и обонятельная избирательность разных видов животных базируется на наличии в обонятельном эпителии сотен белков-рецепторов и способности нервных структур кодировать потенциалы, возникающие в рецепторном аппарате.

ВКУСОВАЯ СЕНСОРИКА

Вкусовая рецепция обеспечивается системой специальных хеморецепторов, организованных в специфические структуры, называемые вкусовыми почками. Эти структуры в различном количестве имеются у всех без исключения видов животных — водных и наземных.

Причем, если у наземных позвоночных вкусовые почки сосредоточены в ротовой полости, то у рыб ротовая полость — не единственное место их локализации. У рыб, помимо слизистой оболочки ротовой полости и глотки, вкусовые рецепторы в большом количестве располагаются на жабрах и на наружной поверхности тела (рис. 6).

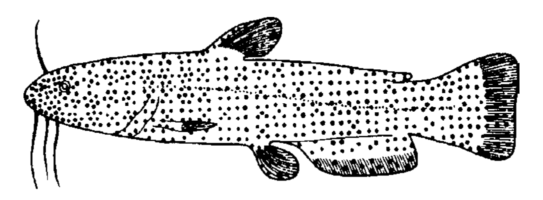


Рис. 6
Поверхностная топография вкусовых почек у силурид

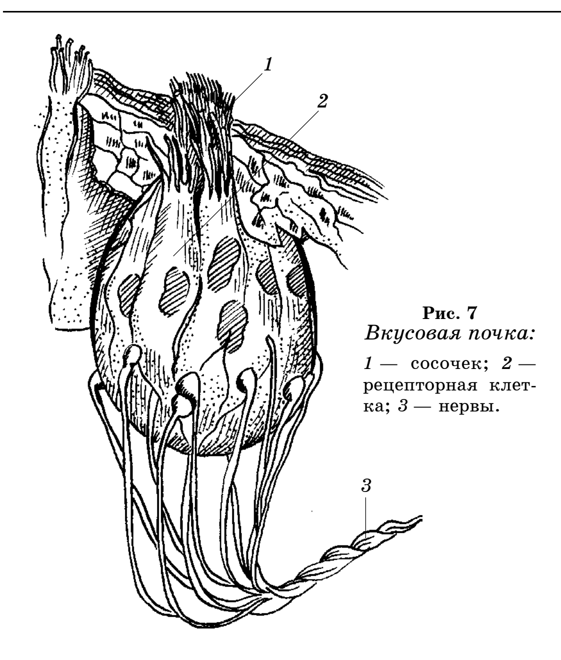


Рис. 7
Вкусовая почка:
1 — сосочек; *2* — рецепторная клетка; *3* — нервы.

У видов, имеющих усики (сомы, тресковые), отмечается достаточно плотная концентрация вкусовых почек и на этих органах. У рыб, использующих грудные плавники для копания и осязания (хек, морской петух), обнаружены вкусовые анализаторы на плавниках.

Причем наружных вкусовых почек больше всего у костистых рыб. Например, у карповых и сомовых их количество приближается к миллиону. У карповых рыб выделяют так называемый «нёбный орган» — значительное скопление вкусовых почек в ротовой полости.

Структурные единицы периферической части вкусовой сенсорной системы у высших позвоночных принято называть вкусовыми почками. Они сосредоточены на верхней стороне языка. Вкусовая почка имеет овальную форму (рис. 7).

Из слизистого слоя языка выступает сосочек луковицы, который представляет собой несколько выростов (ресничек) чувствительных клеток, входящих в состав луковицы (вкусовой почки у рыб). Снаружи ее покрывает слой слизи, под которым располагаются несколько десятков вытянутых рецепторных клеток.

Рецепторные клетки плотно окружены опорными клетками. Кроме того, в клеточном слое присутствуют секреторные клетки, обеспечивающие почку слизью. Апикальная мембрана чувствительных клеток имеет несколько ресничек, выступающих из слизистого слоя. Реснички (волоски) обладают высокой чувствительностью к химическим веществам по принципу стереохимического сродства. Для того чтобы произошло раздражение чувствительной клетки, необходимо, чтобы вкусовое вещество вошло в контакт с сосочком вкусовой луковицы (почки) в составе водного раствора. У рыб в качестве растворителя выступает окружающая рыбу водная среда. У наземных животных функцию растворителя выполняет паротидная слюна — серозный секрет околоушных слюнных желез.

Со стороны базальной мембраны к хемочувствительным клеткам вкусовой почки подходят волокна 7, 9 и 10 пар черепномозговых нервов, оканчивающиеся во вкусовых долях (первичных вкусовых центрах) продолговатого мозга. Интересно, что у карповых и сомовых рыб вкусовая афферентация поступает по лицевому нерву, который в продолговатом мозге имеет хорошо выраженные вкусовые доли.

От вагусных и вкусовых долей в продолговатый мозг отходят вторичные вкусовые тракты. От продолговатого мозга идут восходящие пути к крыше среднего мозга, переднему ядру таламуса и к ядрам гипоталамуса.

В составе блуждающего, языкоглоточного и лицевого нервов обнаружены не только вкусовые волокна, но и волокна механорецепторов головы и ротовой полости, что обеспечивает корреляцию вкусовой и механической афферентации.

Вкусовая привлекательность пищевых средств определяется многими причинами и в случае человека и животных имеет существенные различия. Более того, пищевые предпочтения этологически схожих животных (например, кошек и собак) не

всегда совпадают. Так, собаки частенько отдают предпочтения несвежим продуктам, в то время как кошки таких продуктов избегают, а в случае их поедания страдают от отравления. Кошки в большей мере представляют группу плотоядных животных. Псовые же, будучи изначально охотниками, в тяжелых обстоятельствах превращаются во всеядных животных и демонстрируют склонность к капрофагии, включая автокапрофагию.

МЕХАНИЗМ ВКУСОВОЙ РЕЦЕПЦИИ

Механизм вкусовой рецепции хорошо изучен. Животные, как и человек, различают четыре основных вкуса — сладкий, горький, кислый и соленый. Это подтверждено во многочисленных экспериментах разных авторов.

Вкусовые ощущения рыб богаче, чем у многих высших животных, и не ограничиваются четырьмя видами. В экспериментах рыбы выделяют вкус угольной кислоты, вкус крови и вкус слюны человека. Отмечается и вкусовая реакция рыб на отдельные аминокислоты. Гольяны дифференцируют вкус различных углеводов (сахарозы, лактозы, глюкозы). Кошки и собаки, помимо четырех общеизвестных вкусовых ощущений, выделяют вкус глутамата (вкус «umami»).

У человека в процессе эволюции снизилась чувствительность многих сенсорных систем (зрительной, слуховой, ольфакторной), но не вкусовой. Возможно, что последняя не только не атрофировалась, но и получила развитие в связи с расширением вкусовых ощущений. Кулинарная обработка природных пищевых средств, появление в питании человека искусственных продуктов, возможно, привели к обострению и расширению вкусовой чувствительности современного человека.

Вкусовая чувствительность человека и домашних животных существенно различаются не в последнюю очередь благодаря наличию разного количества чувствительных вкусовых структур в ротовой полости. У человека 9000 вкусовых сосочков, у кошки — 500, у собаки — 1600.

Чувствительность вкусовых почек рыб к различным пищевым веществам неодинакова у разных видов. Доказано, что вкусовая чувствительность рыб во много раз выше, чем у человека. Например, у форели чувствительность к сахарозе в 20 раз, а у пескаря в 100 раз выше по сравнению с человеком. У гольяна вкусовые ощущения к хинину острее в 24 раза, к поваренной соли — 205 раз, к глюкозе — 1,5 раза, к фруктозе — в 2,5 раза по сравнению с человеком.

Особое место в ряду химических раздражителей у рыб занимает угольная кислота. Порог чувствительности к CO_2 в экспериментах составляет от 0,5 г/л до 0,5 мг/л. Отмечено, что уровень углекислоты в воде (1–4 мг/л) значительно изменяет характер пищевых рефлексов рыб. Существует точка зрения, в соответствии с которой углекислота рассматривается как химический агент коммуникаций отдельных особей в стае.

Однако следует иметь в виду, что у одной и той же рыбы вкусовая чувствительность определяется и физиологическим состоянием. Так, у голодной акулы она резко повышается, а у мигрирующих лососей вкусовая чувствительность снижается по мере приближения к нерестилищу вплоть до абсолютной анорексии. У карпа вкусовая чувствительность имеет сезонный характер и зависит от температуры воды.

Вкусовая чувствительность животных изменяется на протяжении онтогенеза. Например, у собак вкусовая чувствительность возникает еще в пренатальный период[18]. Однако пренатальная вкусовая сенсорика специфична. Она настроена на восприятие химических веществ, циркулирующих в крови матери и способных преодолеть плацентарный барьер и амниотическую жид-

[18] *Ferrell F.* Taste bud morphology in the fatal and neonatal dog // Neurosci. biobehaviour rev. 1984. No 8 (2). P. 175–183.

кость[19]. В конце онтогенеза вкусовая чувствительность животных, как и чувствительность всех остальных сенсорных систем, понижается.

Исследования A. Vadurel (1997) свидетельствуют о наличии у собак межпородных различий во вкусовой сенсорике вследствие морфофункциональных различий одорального восприятия пищи. У представителей породы лабрадор количество обонятельных клеток составляет 220 млн, у немецкой овчарки — 200 млн, у фокстерьера — 147 млн, у таксы — 125 млн, у бульдога — 100 млн.

Отмеченные морфофункциональные различия предопределяют вкусовую чувствительность и пищевые предпочтения собак разных пород.

Молекулярные основы вкусовой хеморецепции у всех видов животных одинаковы. Чувствительная клетка имеет белокрецептор, который избирательно соединяется со «своим» вкусовым веществом, в результате чего возникает специфическая афферентация. Если согласиться с наличием четырех белков-рецепторов у первичных нейронов вкусовых почек, то в результате координации только вкусовой афферентации в нервных центрах можно получить широчайшую палитру вкусовых ощущений.

Таким образом, вкусовая рецепция базируется на хорошо развитой морфофункциональной основе и обеспечивает животным разного уровня эволюционного развития сложные стереотипы пищевого поведения. Кроме того, вкусовая сенсорика вносит свою корректировку в формирование ориентировочного, полового и оборонительного поведения.

ОБЩАЯ ХИМИЧЕСКАЯ РЕЦЕПЦИЯ

Морфологической основой общего химического чувства является собственный рецепторный аппарат, представленный свободными окончаниями блуждающего, тройничного и некоторых спинномозговых нервов. Как уже отмечалось, этот вид сенсорики характерен только для первичноводных животных. Электрофизиологические исследования выявили причастность первой четверти боковой линии к хеморецепции (одно- и двухвалентные катионы). У акул к химической рецепции имеют отношение и ампулы Лоренцини.

В основу признания самостоятельности общего химического чувства могут быть положены, по крайней мере, два соображения. Во-первых, дифференцированная рецепция вкусовых веществ вкусовыми почками. Во-вторых, различный характер ответных реакций на раздражение вкусовых почек (реакция может быть как положительной, так и отрицательной) и рецепторного аппарата общего химического чувства (реакции бывают только отрицательными, т. е. имеют ярко выраженный защитный характер).

К тому же электрические ответы вкусовых почек и свободных нервных окончаний различны. Для вкусовых почек характерен медленный электрический разряд, для хемосенситивных нервных окончаний — быстрый разряд.

Химические агенты, раздражающие рецепторный аппарат общего химического чувства, другие. Это не сладкие, горькие, соленые, кислые продукты, а pH (чувствительность рыб 0,05–0,07 ед.), общая соленость воды (чувствительность 0,3–0,03% от обычной для водоема солености), катионный состав воды. Химические агенты опасности у рыб реципируются органами общей химической чувствительности (ихтеоптерин, молекулярный хлор, ионы цинка, меди и др.).

Афферентация от рецепторов общей химической чувствительности поступает в общий со вкусовым чувством центр продолговатого мозга по общим (за исключением третьей пары спинномозговых нервов) нервным путям и, вероятно, влияет на афферентный синтез вкусовых центров.

[19] *Thorn C. P.* Recent advances in animal nutrition. Nottingham University Press, 1995. P. 151–167.

Электрофизиологические исследования пресноводных и морских рыб с использованием метода вызванной активности нейронов продолговатого мозга выявили особенности в хеморецепции кислот и солей. У пресноводных рыб, например карпа, отмечается высокая чувствительность рецепторов головы к растворам кислот и к изменению pH воды. Чувствительность к изменению солевого состава воды у карпа при этом на порядок ниже.

У морских рыб (треска, сом) изменения электроактивности нейронов продолговатого мозга фиксировали при орошении головы 0,001 М раствором поваренной соли. Для карпа нижний порог раздражимости определен как 0,05 М. При этом у трески отмечена пониженная чувствительность (по сравнению с карпом и пресноводным сомом) к изменению pH воды и растворам HCl.

Анализ волокон, входящих в состав лицевого и блуждающего нервов пресноводных рыб, выявил преобладание «кислотных» волокон над солевыми. У морских рыб, наоборот, превалируют «солевые» волокна над кислотными. Очевидно, что для пресноводных рыб кислотный анализ среды обитания более актуален, чем анализ солевого состава воды. Отсюда и существенные морфофункциональные различия системы общего химического чувства пресноводных и морских рыб.

Система контроля за химическим составом воды особенно хорошо развита у проходных рыб, для которых жизненно важно быстро перестроить работу внутренних органов при резком изменении солености среды обитания. Так, семга различает концентрации хлористого натрия на уровне 10^{-2}–10^{-5} моль/л и одновременно имеет высокую чувствительность (0,05–0,07 ед.) к изменениям pH среды.

Общая химическая рецепция является древним механизмом контроля за окружающей средой. По мере развития животного мира химическая рецепция подверглась дифференцировке на обонятельную и вкусовую. С выходом животных на сушу общая химическая рецепция была утрачена. У водных животных (рыбы, земноводные) она присутствует в той или иной степени. Поэтому наличие у рыб вкусовой, ольфакторной и общей химической сенсорики отражает объективную необходимость водного образа жизни.

1.2. СЛУХ

Слухом обладают все животные независимо от среды, в которой они обитают. Слуховой анализатор специализируется на восприятии колебаний давления среды (воздуха, воды, почвы). С точки зрения физики звук характеризуется частотой колебаний волны сжатия (измеряется в герцах) и силой сжатия среды (амплитуда колебаний). Субъективно эти характеристики звука оцениваются в терминах «высокие–низкие» и «тихие–громкие» звуки. Дополнительно частота колебаний оценивается обертонами.

Физические свойства почвы, воздушной и водной среды различны. Поэтому характеристики и закономерности распространения звуковой волны в почве, в воде и в воздухе неодинаковы.

ОСОБЕННОСТИ АКУСТИЧЕСКОЙ СЕНСОРИКИ У ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Особенность распространения звука в воде состоит в том, что вода обладает высокой плотностью и является практически несжимаемой средой. Скорость распространения звука в воде в 4,5 раза выше, чем в воздушной среде. Поэтому в воде звуковые сигналы с берега доходят до животных быстро, но в искаженном виде.

Вопрос о том, слышат ли рыбы, долго дискутировался. В настоящее время точно установлено, что рыбы слышат и сами производят звуки. Волны сжатия водной среды могут распространяться с различной частотой. Низкочастотные колебания (вибрация или инфразвук) до 16 Гц вос-

принимаются не всеми рыбами. Но у некоторых видов инфразвуковая рецепция доведена до совершенства (акулы). Спектр звуковых частот, воспринимаемый большинством рыб, лежит в диапазоне 50–3000 Гц. Способность к восприятию рыбами ультразвуковых волн (свыше 20 000 Гц) до настоящего времени убедительно не доказана.

Острота слуха у рыб не так развита, как у наземных животных. Тем не менее некоторые виды рыб в экспериментах проявляют довольно приличные музыкальные способности. Например, гольян в интервале 400–800 Гц различает 1/2 тона. Возможности других видов рыб скромнее. Так, гуппи и угорь дифференцируют два тона, различающихся на 1/2–1/4 октавы. Есть в рыбьем царстве и совершенно бездарные в музыкальном отношении виды (безпузырные рыбы, лабиринтовые рыбы).

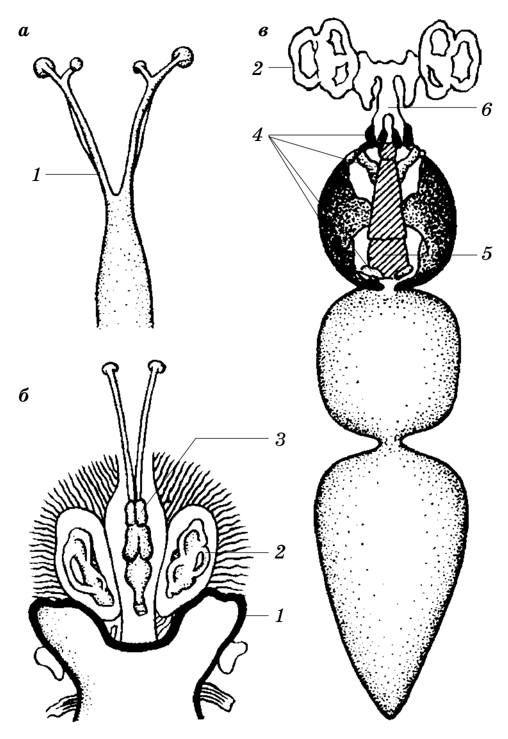


Рис. 8
Связь плавательного пузыря с внутренним ухом у разных видов рыб:

а — сельдь атлантическая; *б* — треска; *в* — карп; *1* — выросты плавательного пузыря; *2* — внутреннее ухо; *3* — головной мозг; *4*, *5* — косточки Веберова аппарата; *6* — общий эндолимфатический проток.

Остроту слуха определяет морфология акустико-латеральной системы, куда, помимо боковой линии и ее производных, относят внутреннее ухо, плавательный пузырь и Веберов аппарат (рис. 8).

И в лабиринте, и в боковой линии чувствительными клетками являются так называемые волосатые клетки. Смещение волоска чувствительной клетки как в лабиринте, так и в боковой линии приводит к одинаковому результату — генерации нервного импульса, поступающего в один и тот же акустико-латеральный центр продолговатого мозга. Однако эти органы рецептируют и другие сигналы (гравитационное поле, электромагнитные поля, гидродинамические поля, а также механические и химические раздражители).

Слуховой аппарат рыб представлен лабиринтом, плавательным пузырем (у пузырных рыб), Веберовым аппаратом и системой боковой линии.

Парное образование — *лабиринт,* или внутреннее ухо рыб, — выполняет функцию органа равновесия и слуха. Слуховые рецепторы в большом количестве присутствуют в двух нижних камерах лабиринта — лагене и утрикулюсе.

Веберов аппарат представлен тремя парами подвижно соединенных косточек, которые называются стапес (контактирует с лабиринтом), инкус и малеус (эта кость соединена с плавательным пузырем). Кости Веберова аппарата являются результатом эволюционной трансформации первых туловищных позвонков.

При помощи Веберова аппарата лабиринт фактически контактирует с плавательным пузырем у всех пузырных рыб. Другими словами, Веберов аппарат обеспечивает связь центральных структур сенсорной системы с воспринимающей звук периферией.

Плавательный пузырь рыб является хорошим резонирующим устройством, своеобразным усилителем средне- и низкочастотных колебаний среды. Звуковая волна

извне приводит к колебаниям стенки плавательного пузыря, которые, в свою очередь, приводят к смещению цепочки косточек Веберова аппарата. Первая пара косточек Веберова аппарата давит на мембрану лабиринта, вызывая смещения эндолимфы и отолитов. Таким образом, Веберов аппарат у рыб выполняет функцию среднего уха, если проводить аналогию с высшими наземными животными.

Однако не у всех рыб имеется плавательный пузырь и Веберов аппарат. В этом случае рыбы проявляют низкую чувствительность к звуку. У безпузырных рыб слуховую функцию плавательного пузыря частично компенсируют воздушные полости, связанные с лабиринтом, и высокая чувствительность органов боковой линии к звуковым стимулам (волнам сжатия воды).

БОКОВАЯ ЛИНИЯ

Боковая линия является древнейшим сенсорным образованием, которое и у эволюционно молодых групп рыб выполняет одновременно несколько функций. Принимая во внимание исключительное значение этого органа для рыб, позволим себе более подробно остановиться на его морфофункциональной характеристике.

Разные экологические типы рыб демонстрируют различные варианты латеральной системы. Расположение боковой линии на теле рыб часто является видоспецифичным признаком. Есть виды рыб, у которых более чем одна боковая линия. Например, терпуг имеет по 4 линии с каждой стороны. Отсюда происходит его второе название — восьмилинейный хир.

У большинства костистых рыб боковая линия тянется вдоль туловища (не прерываясь или прерываясь в отдельных местах), заходит на голову, где образует сложную систему каналов. Каналы боковой линии расположены или в глубине кожи, или открыто на поверхности кожи.

Примером открытого поверхностного расположения невромастов — структурных единиц латеральной линии — служит боковая линия гольяна.

Несмотря на очевидное разнообразие морфологии латеральной системы, следует подчеркнуть, что наблюдаемые различия касаются только макростроения этого сенсорного образования. Собственно рецепторный аппарат органа (цепочка невромастов) на удивление одинаков у всех рыб как в морфологическом, так и в функциональном отношении.

Система боковой линии реагирует на волны сжатия водной среды, на обтекающие потоки, на химические раздражители и на электромагнитные поля при помощи невромастов — структур, объединяющих несколько волосковых клеток. Невромаст состоит из слизисто-студенистой части — капулы, в которую погружены волоски чувствительных клеток. Закрытые невромасты сообщаются с внешней средой небольшими прободающими чешую отверстиями. Открытые невромасты характерны для каналов латеральной системы, заходящих на голову рыбы.

Канальные невромасты тянутся от головы до хвоста по бокам тела, как правило, в один ряд (у рыб семейства Hexagramidae шесть и более рядов). Термин «боковая линия» в обиходе относится именно к канальным невромастам. Однако в мире рыб описаны и невромасты, отделенные от канальной части и имеющие вид самостоятельных органов (рис. 9).

Лабиринт и канальные и свободные невромасты, разнесенные по разным частям тела рыбы, не дублируют, а функционально дополняют друг друга.

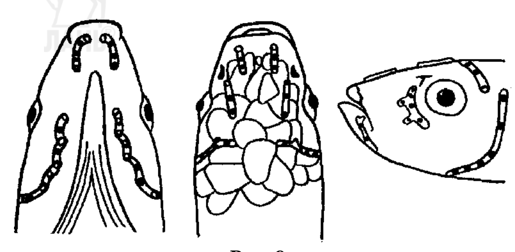


Рис. 9
Расположение элементов латеральной системы на голове вьюна

Считается, что саккулюс и лагена внутреннего уха отвечают за звуковую чувствительность с большого расстояния, а латеральная система позволяет локализовать источник звука вблизи. Экспериментально доказано, что боковая линия воспринимает низкочастотные колебания, как звуковые, так и возникающие от движения других рыб, т. е. низкочастотные колебания, возникающие от удара рыбы хвостом по воде, воспринимаются другой рыбой как низкочастотные звуки.

Заметное влияние на активность рыб и характер их поведения оказывают волны, возникающие на поверхности воды. Причинами данного физического явления служат многие факторы: движение крупных объектов (крупная рыба, птицы, животные), ветер, приливы, землетрясения. Волнение воды служит важным каналом информирования водных животных о событиях как в самом водоеме, так и за его пределами. Причем волнение водоема воспринимается и пелагическими рыбами, и донными. Реакция на поверхностные волны со стороны рыбы бывает двух типов: рыба опускается на большую глубину или перемещается на другой участок водоема.

Стимулами, действующими на тело рыбы в период волнения водоема, является движение воды относительно тела рыбы. Перемещение воды при ее волнении рецепируется акустико-латеральной системой. Причем чувствительность боковой линии к волнам чрезвычайно высока. Так, для возникновения афферентации от боковой линии достаточно смещения воды относительно купулы на 0,1 мкм. При этом рыба способна очень точно локализовать как источник волнообразования, так и направление распространения волны.

Как правило, волны на поверхности водоема порождают качку. Поэтому при волнении в возбуждение приходит не только боковая линия рыбы, но ее лабиринт. Эксперименты показали, что полукружные каналы лабиринта реагируют на вращательные движения, в которые водяные потоки вовлекают тело рыбы. Утрикулюс реципирует линейное ускорение, возникающее в процессе качки.

Наблюдения за морскими рыбами свидетельствуют, что во время шторма рыбы, как одиночные, так и стайные, меняют свое поведение. При слабом шторме пелагические виды в прибрежной зоне опускаются в придонные слои. При сильном волнении рыбы мигрируют в открытое море и уходят на большую глубину, где влияние волнения менее заметно. Очевидно, что сильное волнение оценивается рыбами как неблагоприятный или даже опасный фактор. Волнение подавляет пищевое поведение и вынуждает рыб совершать миграции. Аналогичные изменения в пищевом поведении наблюдаются и у видов рыб, населяющих внутренние водоемы. Об этом известно рыболовам: при волнении клев рыбы прекращается.

СИГНАЛЫ, ПРОИЗВОДИМЫЕ РЫБАМИ

Очевидно, что рыбы сами являются источником разнообразных сигналов. Они издают звуки в диапазоне частот от 20 Гц до 12 кГц, оставляют химический след (феромоны, кайромоны), имеют собственные электрические и гидродинамические поля. Издаваемые рыбами звуки довольно разнообразны, однако из-за низкого давления зафиксировать их можно лишь при помощи специальной высокочувствительной техники. Механизм формирования звуковой волны у разных видов рыб может быть различным (см. табл. 1).

Звуки рыб видоспецифичны. Кроме того, характер звука зависит от возраста рыбы, ее физиологического состояния. Звуки, исходящие от стаи и отдельных рыб, также хорошо различимы. Субъективно звуки леща напоминают хрипы. Звуковая картина стаи сельдей ассоциируется с писком. Морской петух Черного моря производит звуки, напоминающие кудахтанье курицы. Пресноводный барабанщик идентифицирует себя барабанной дробью.

Таблица 1

Звуки рыб и механизм их воспроизведения

Механизм образования звука	Частотная характеристика издаваемого звука	Субъективная характеристика звука
Трансформация плавательного пузыря	40 Гц–2,0 кГц	Ритмические стуки, стоны, хрюканье
Работа хвоста и плавников при движении рыб	Около 100 Гц	Шорох, шелест
Движения при приеме пищи, дыхании, работе Веберова аппарата	20 Гц–10 кГц с максимумом около 200 Гц	Глухие удары, хруст, треск, щелканье

Плотва, вьюн, щитовка производят писки, доступные для восприятия невооруженным ухом.

Пока трудно однозначно охарактеризовать биологическое значение производимых рыбами звуков. Часть из них являются шумовым фоном. Внутри популяций, стай, а также между половыми партнерами издаваемые рыбами звуки могут выполнять и коммуникативную функцию.

Шумопеленгация успешно применяется в промышленном рыболовстве. Превышение звукового фона рыб над окружающими шумами составляет не более 15 дБ. А шумовой фон судна может десятикратно превышать рыбный звуковой пейзаж. Поэтому пеленг рыб возможен только с тех судов, которые могут работать в режиме «тишины», т. е. с заглушенными двигателями.

Таким образом, выражение «нем как рыба» явно не соответствует действительности. Все рыбы имеют совершенный аппарат звуковой рецепции. Кроме того, рыбы и сами являются источниками акустических и гидродинамических полей, которыми они активно пользуются для общения внутри стаи, обнаружения жертвы, предупреждения сородичей о возможной опасности и других целей.

ОСОБЕННОСТИ СЛУХА У НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ

В отличие от рыб, высшие позвоночные имеют не только внутреннее, но и среднее, и наружное ухо. Высшие позвоночные шире используют звуки в своей жизни. Наряду с инструментальными средствами производства звуков, они используют дыхательные пути, что дает большие преимущества в регулировании звукоизлучения и расширении диапазона воспроизводимых звуков. В слуховом аппарате наземных позвоночных имеются звукопоглощающие, звукопередающие и звукоорганизующие структуры в среднем и наружном ухе.

Пороги слухового восприятия наземных позвоночных различаются у представителей разных классов и видов, однако эти различия невелики. Диапазон частот, воспринимаемых млекопитающими, лежит в широких пределах — от 10 до 300 000 Гц. Однако как диапазон воспринимаемых звуков, так и границы оптимальной звуковой чувствительности определяются у млекопитающих экологическими факторами и акустическими свойствами среды обитания конкретного вида.

Так, для птиц характерен следующий диапазон чувствительности (Гц)[20]:

- кряква — 300–8000;
- сокол — 300–10 000;
- чайка — 100–10 000;
- галка, ворона, грач — 100–14 000;
- сорока — 40–21 000;
- ушастая сова — 100–18 000;
- дятел — 34–18 400;
- снегирь — 200–25 000;
- зяблик — 200–29 000.

Однако эти значения достаточно условны. Исследования показали, что, например, верхний порог слуха у скворца зависит от возраста птицы, а также времени

[20] *Константинов А. И., Соколов В. А., Быков К. А.* Основы сравнительной физиологии сенсорных систем. Л., 1980.

года. При колебаниях от 14 до 35 кГц верхний порог слуха у этой птицы достигает максимума в весенне-летний период.

Замечено, что способность к дифференцировке звуков у разных видов неодинакова. Например, у волнистого попугайчика способность различать частоты составляет величину 0,3–0,7% в узком диапазоне частот (300–1000 Гц), т. е. попугайчик без труда различает частоты в 2–5 Гц. У видов птиц с менее развитыми звуковыми коммуникационными способностями возможности дифференцировки звуков скромнее. Так, у кур она превышает 3%. Эти птицы различают звуки в диапазоне 300 Гц в пределах 9 Гц, в частотном диапазоне звуков 1000 Гц еще хуже — в пределах 20 Гц. У голубей — птиц с неразвитым звуковым общением — способность различать звуки ограничивается величиной в 6% и только в определенном диапазоне частот — 300–1000 Гц.

Типичной для абсолютного большинства наземных млекопитающих акустической сенсорной системой обладает домашняя кошка. Органы слуха домашней кошки обеспечивают дистантную оценку изменений, происходящих во внешней среде. В жизни кошки слух играет исключительно важную роль. Об этом говорит и большая площадь коры, представляющая центральный аппарат слухового анализатора.

При дистанционном мониторинге окружающей среды кошка полагается на зрение и слух. Причем в условиях плохой видимости звуковая афферентация приобретает первостепенное значение. Объекты охоты кошек — мелкие грызуны — ведут скрытный образ жизни. Они активны преимущественно в сумерках. Тем не менее, кошка узнает о присутствии грызунов, находясь на достаточном удалении от них, полагаясь на слух.

Частотный диапазон воспринимаемых кошкой звуков довольно широк: 20–65 000 Гц (Б. Фогл, 1999)[21]. Для сравнения: человек воспринимает звуки с предельной частотой до 20 000 Гц.[22]

Высокочастотный спектр звуков (свыше 30 000 Гц) используется многими грызунами для коммуникации. Поэтому тайные переговоры мышей в норах и других укрытиях становятся достоянием кошки на большом удалении от них. Готовность слухового анализатора к восприятию звуков постоянна. Даже на время сна кошка не прекращает акустический мониторинг окружающей среды. Об этом можно судить по движениям ее ушных раковин во время сна.

Слуховой анализатор кошки представляет собой высокоспециализированный инструмент для фиксации звуков не только широкого частотного диапазона, но и разной силы (громкости). В то же время для животного не остаются не замеченными легчайшие шорохи. Наружное ухо кошки (ушная раковина + слуховой проход) идеально приспособлены для улавливания самых слабых звуковых сигналов и определения расположения их источника. Ушную раковину кошки (воронкообразная кожная складка с хрящевой основой) обслуживает 20 мышц, поэтому она очень подвижна. Угол поворота уха составляет 180°. Кроме того, ушная раковина дополнительно может наклоняться в сторону источника звука. Причем левое ухо совершает движения независимо от движений правого уха. Независимый характер движений ушных раковин обеспечивает *бинауральный* (стереофонический) эффект восприятия звука.

В сложных условиях звукового восприятия уши кошки занимают на ее голове асимметричное положение: одно ухо ориентировано в сторону предполагаемого источника звука, а другое повернуто в сторону или даже назад. При такой ориентации ушных раковин центральный аппарат звукового анализатора (средний мозг и височные доли коры больших полушарий

[21] *Фогл Б.* Поведение кошки. М., 1999.

[22] *Loxtone H.* Katzen. Köln, 2002.

головного мозга) получают качественно разный афферентный поток от правого и левого уха с некоторым временным разрывом. Через обращенное к источнику звука ухо сигнал поступает раньше и имеет бо́льшую силу. Вероятно, и сложная конфигурация слухового прохода уха (наличие извилистых ходов) кошки также влияет на характер сигнала, поступающего в слуховые центры. В результате животное имеет очень точное представление об источнике звука (о его расположении, о том, кто или что издает звук, каково расстояние до источника, какова сила и частота сигнала). Экспериментально установлено, что кошка дифференцирует два источника звука, расположенные друг от друга на расстоянии 8 см и под углом 5° и удаленные от животного на 1 м. Однако первая реакция на грызуна в норе у кошки возникает уже с расстояния в 20 м!

Слух домашней кошки с точки зрения человека исключительно музыкален (чрезвычайно высокая лабильность слухового рецептора). Диапазон звукового восприятия кошки покрывает 10 музыкальных октав и не менее 10 обертонов в пределах одной октавы. Очень громкие, а также резкие звуки кошке неприятны: она старается удалиться от их источника. Другие звуки кошке приятны. По крайней мере, многие достаточно громкие звуки не раздражают и не мешают ей спать (радио, телевизор).

Исключительно тонкий слух кошек и их невероятная способность идентифицировать источник звука описаны многими наблюдателями. Так, кот, который проживал совместно с автором этих строк в городской квартире на 8-м этаже, регулярно подбегал к входной двери за 2–3 минуты до прихода хозяйки независимо от времени ее прихода. Причем приближение хозяйки (шаги) кот слышал в любом состоянии, даже в период глубокого сна.

Большинство домашних кошек дифференцируют звуки открывающегося холодильника, платяного шкафа, стук их личных мисок, чайных чашек, кастрюль и чайников. Некоторые наблюдения подобного рода, правда, плохо поддаются объяснению с позиции острого слуха кошек. Так, австралийский естествоиспытатель R. Webster[23] сообщает, что его кошка всегда выходила встречать хозяйку, заслышав (как они считали) звук ее автомобиля независимо от того, в какое время она возвращалась домой. В то же время кошка не подходила к входной двери дома, если к дому подъезжали на автомобиле посторонние люди. Однако совершенно необъяснимым образом кошка определила возвращение хозяйки и тогда, когда она поменяла автомобиль и подъехала на нем к дому в первый раз! Последующая умышленная смена автомобилей озадачивала кошку ненадолго. После кратковременного напряжения слуха кошка всегда демонстрировала невероятную уверенность в правильности своего решения. Располагаясь у входной двери дома, кошка всегда правильно предугадывала появление именно своей хозяйки.

Органы слуха домашней кошки выполняют несколько важных функций. Одна из них — оповещение сородичей о своих намерениях. Ушные раковины кошки благодаря большой подвижности информируют сородичей об эмоциональном состоянии. Положение ушей отражают гнев, интерес, испуг.

При помощи ушных раковин кошки не только воспринимают информацию извне, но и передают ее своим соплеменникам.

Способность кошек как в плане рецепции, так и генерирования низкочастотных колебаний не изучена инструментально. Правда, у крупных кошек рычание и, возможно, урчание в нижнем регистре приближается к ультразвуковому диапазону.

Доподлинно известно лишь одно: кошки действительно предвидят приближение природных катаклизмов. Так, кот автора этих строк за час-полтора перед 4-балль-

[23] *Webster R.* Is your pet psychic? Llewellyn Publications, 2002.

ным землетрясением в 1980-е гг. в Москве забился под ванну и не хотел оттуда вылезать в течение нескольких часов кряду. Кстати, до этого момента кот категорически отказывался посещать ванную комнату. Этот отказ расстраивал всех, поскольку кота завели именно для того, чтобы он ловил мышей, в один прекрасный день появившихся из-под ванны. Справедливости ради надо признать, что с появлением в доме кота мышей в квартире больше никто не обнаруживал.

Большинство домашних кошек также проявляют метеочувствительность. У животных снижается аппетит, повышается сонливость. Деревенские кошки перед бурей предпочитают не выходить из дома или находят «дела» в закрытом помещении (погреб, сарай, сеновал).

У млекопитающих органы слуха достигли наивысшего совершенства. У видов, обитающих в неблагоприятных оптических условиях (ночные, подземные, пещерные, норные животные), слух стал ведущим при ориентации в пространстве.

По диапазону восприятия и участкам оптимальной слуховой чувствительности млекопитающих можно разделить на четыре группы.

Первая группа представлена *подземными животными* (слепыш, крот, могера). Характерной особенностью этой группы является низкочастотная звуковая рецепция. Подземные животные реагируют на звуки в частотном диапазоне до 20 Гц. Зона оптимальной чувствительности этих животных лежит в пределах 300–500 Гц и 3000–6000 Гц. Верхний предел чувствительности крота составляет 18 000 Гц. Под землей хорошо распространяются именно низкочастотные звуки. А в условиях подземного хода (земля + воздушные пробки) наилучшее распространение получают звуки с частотой 300–500 Гц. Для коммуникации животные используют звуки в частотном диапазоне 6000–7000 Гц.

Вторую группу составляют *животные открытых и закрытых биотопов*: суслики, сурки, травяные собачки, белки, бурундуки и пр. Сюда же относят и полуводных животных — ондатру, водяную полевку, некоторых ластоногих. Характерной особенностью большинства представителей этой группы является высокая чувствительность к звукам с частотой 5000–15 000 Гц. Верхний предел чувствительности у этих животных уходит в ультразвуковой диапазон — 50–60 кГц. Они не чувствительны к низкочастотным звукам и имеют пониженную чувствительность к частотам до 1000 Гц.

Третья группа — *ночные животные* — имеет высокую чувствительность к частотам, лежащим на границе звука и ультразвука. В целом животные способны реагировать на широкий спектр звуковых частот — 300–100 000 Гц. Однако наилучшая звуковая чувствительность у сони, полевки, тушканчика регистрируется в диапазоне частот 15–50 кГц. Именно этот диапазон звуковых частот оптимален для животных, активность которых приходится на темное время суток. В ночное время естественный шумовой фон лежит в диапазоне до 10 кГц. Использование звуков за пределами естественных шумовых помех (свыше 10 кГц) позволяет ночным животным беспрепятственно осуществлять дистантную коммуникацию в условиях плохой или нулевой видимости.

К четвертой группе относят животных из разных экологических ниш, которых объединяет *наличие ультразвуковой эхолокации*. В оптически неблагоприятных условиях (водная среда на больших глубинах, темное время суток, пещеры) китообразные (зубатые киты) и летучие мыши осуществляют дистантную коммуникацию, поиск пищи и ориентацию в пространстве при помощи генерируемых и воспринимаемых ими ультразвуковых сигналов. Верхний предел слуховой чувствительности по условно-рефлекторным реакциям определен в 200–300 кГц. А зона наилучшей звуковой чувствительности приходится на ультразвуковой диапазон.

1.3. ЧУВСТВО РАВНОВЕСИЯ

Периферическая часть анализатора чувства равновесия морфологически связана со слуховым анализатором. Периферическую (рецепторную) часть анализатора равновесия представляет лабиринт — образование, расположенное во внутреннем ухе.

Лабиринт (парное образование) представлен замкнутой системой каналов и двумя ампулообразными расширениями, заполненными густой и вязкой жидкостью — эндолимфой. Лабиринт включает два мешочка — округлый (lagena) и овальный (utriculus) — и три полукружных канала. Стенки мешочков и каналов выстланы чувствительными волосковыми клетками. В лагене и в полости утрикулюса располагаются два известняковых камешка — отолиты. Когда животное находится в состоянии покоя, отолиты занимают определенное положение в мешочках лабиринта и создают соответствующий этому состоянию афферентный поток за счет давления на определенные чувствительные клетки. При движении животного отолиты несколько смещаются и раздражают уже иные клетки лагены и утрикулюса.

Кроме того, перемещение головы в пространстве сопровождается и смещением эндолимфы в полукружных каналах, что создает дополнительный афферентный поток.

Потенциал действия возникает в чувствительных клетках лабиринта при перемещении животного в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Лабиринт также отслеживает и характер перемещений животного в пространстве — скорость, ускорение, равномерность движений. Нервный импульс от лабиринта поступает в центральный аппарат анализатора равновесия, который имеет сложное строение и разбросан по разным отделам головного мозга.

Первичный центр чувства равновесия находится в продолговатом мозге. Именно сюда прежде всего поступает афферентный поток от лабиринта. Далее возбуждение расходится в сторону специфических вестибулярных ядер варолиева моста и червячка мозжечка. От варолиева моста нервный импульс может уходить к ядрам мозжечка или напрямую к эффекторным структурам — мышцам головы, шеи, туловища и конечностей.

Мозжечок занимает центральное место в процессе мгновенной координации движений. Изменения положения отолитов и эндолимфы в лабиринте, означающие смещение центра тяжести животного, молниеносно компенсируются изменением тонуса и мышечными сокращениями с учетом афферентации, поступающей от проприорецепторов и нисходящих нервных потоков со стороны коры больших полушарий (зрительная, слуховая, тактильная зоны).

Чрезвычайно развито чувство равновесия у представителей семейства кошачьих. В отличие от других животных, кошка обладает способностью тонко координировать деятельность опорно-двигательного аппарата, перемещаясь одновременно в двух плоскостях — горизонтальной и вертикальной.

Обеспечивает чувство равновесия и высокую координацию действий анализатор равновесия и опорно-двигательный аппарат. Единственной особенностью этой физиологической системы у домашней кошки является ее исключительно эффективное функционирование. Перемещение отолитов и эндолимфы в лабиринте, скорее всего, вызывает у кошки состояние дискомфорта, из которого она очень быстро выходит за счет работы опорно-двигательного аппарата. Вертикальные перемещения не сопровождаются чувством тошноты и не вызывают у кошки рвоты, как у человека (морская болезнь). Однако простейшие манипуляции с кошкой (подбрасывания животного вверх) показывают, что смещения в вертикальной плоскости кошке неприятны и вызывают у нее чувство тревоги. При этом кошка предельно

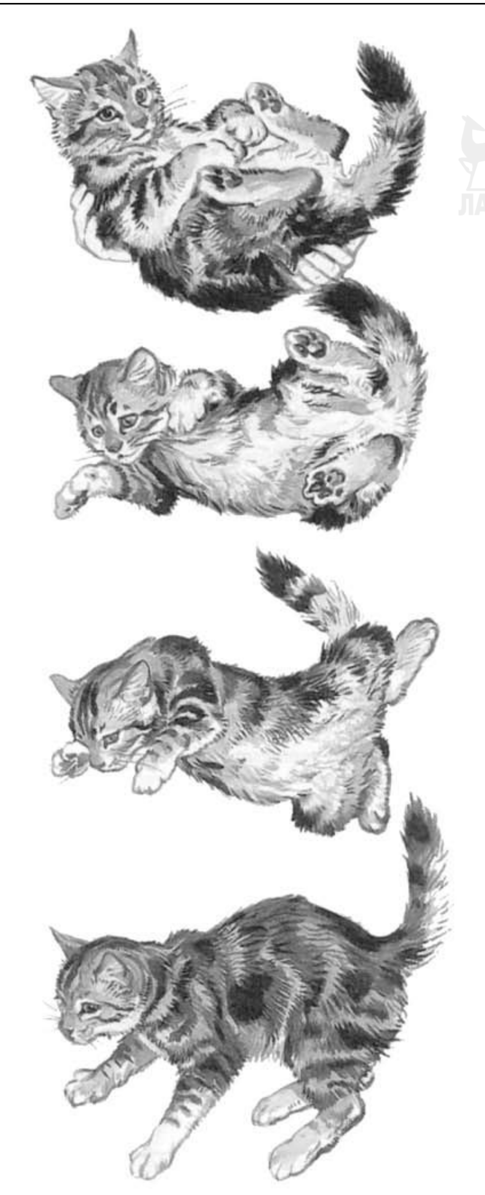


Рис. 10
Движения домашней кошки при падении с высоты

концентрируется на ситуации и не реагирует на другие менее важные раздражители. Это позволяет животному выходить из очень сложных ситуаций без паники. Известны случаи падения кошек с самолета и высотных зданий без серьезных последствий. К сожалению, чувство равновесия у кошек изменяется с возрастом. Все свои удивительные акробатические трюки кошки выполняют в возрасте до трех лет.

При падении с высоты кошка довольно быстро и без какой-либо паники совершает ряд стереотипичных локомоций, позволяющих животному мягко приземлиться на все четыре конечности (рис. 10).

Последовательность действий животного такова. Почувствовав изменение силы притяжения, кошка поворачивает голову в сторону земли. Затем животное разворачивает в направлении падения передние конечности. После этого следует быстрый поворот задней части тела на 180° и вытягивание всех конечностей вниз и в стороны. В дополнение, кошка выгибает горбом спину и раздувает хвост. Далее кошка способна частично управлять своим полетом. Для этого она натягивает подмышечные и паховые складки, увеличивая таким образом «площадь крыла». Кроме того, в полете кошка совершает вращательные движения распушенным хвостом (вертолетный винт) и таким образом заметно корректирует траекторию полета и его скорость.

Таким образом, чувство равновесия играет важную роль для правильной ориентации в пространстве и для формирования движений животных, совершаемых на большой высоте.

1.4. ЗРЕНИЕ

Под зрением принято понимать способность к рецепции электромагнитного излучения определенного (воспринимаемого глазом) спектра. Среди всех сенсорных органов органам зрения отводится особая роль. Свет, в силу высокой скорости и прямолинейности распространения, обеспечивает животное уникальной информацией. Органы зрения информируют животное одновременно о месте расположения, контурах, величине, подвижности или неподвижности объекта, направлении движения и его удаленности от животного.

Источником света является солнце. Все жизненные ритмы рыб прямо или опосредованно связаны с цикличностью солнечной активности. Поэтому фоторецепция — это и пусковой механизм биологических циклов.

Позвоночные животные имеют единую схему строения зрительного анализатора. Однако экологические факторы, в которых происходило формирование вида или популяции, оказали существенное влияние как на морфологию этого анализатора, так и на его функционирование.

Наиболее значительные изменения в строении и функциях зрительного анализатора связаны с выходом животных на сушу и повторным возвращением к жизни в водной среде. Это естественно, поскольку водная и воздушная среды обладают различными оптическими свойствами.

ОСОБЕННОСТИ ЗРЕНИЯ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Экспериментально установлено, что видимый для рыб спектр электромагнитного излучения лежит в той же зоне, что и у высших позвоночных. Однако водная среда определенным образом изменяет диапазон восприятия электромагнитного излучения. Так, инфракрасные лучи (ИК) не проникают в воду, поэтому этот спектр не воспринимается глазом рыб.

Ультрафиолет (УФ) также рыбами не воспринимается, хотя в свое время в экспериментах удавалось выработать условный рефлекс у некоторых видов на этот тип излучений. Впоследствии было установлено, что все-таки глаз рыбы не способен к восприятию ультрафиолетовых лучей. Однако УФ-лучи могут создавать эффект флюоресценции различных органических и неорганических частиц в воде, на что рыбы и реагируют.

Будучи непрозрачными телами, рыбы создают в воде характерные оптические поля благодаря способности рассеивать свет в воде. Важную роль здесь играет и форма тела рыбы. Уплощение тела в вертикальной плоскости уменьшает оптическое поле для наблюдателя, располагающегося ниже рыбы. Горизонтальное уплощение, наоборот, увеличивает оптическое поле рыбы и делает ее более заметной для обитателей нижних горизонтов водоема. Для большинства пелагических рыб характерны округлые формы и дорсальной, и латеральных поверхностей тела. Их маскировка обеспечивается неодинаковым расположением отражающих пластин и, следовательно, более или менее равномерным рассеиванием света в разных направлениях.

Рассеивание света возникает благодаря особым оптическим свойствам как наружных покровов рыбы, так и условий ее обитания. В разных водоемах, при различной их освещенности (характер облачности, расположение солнца относительно горизонта, период суток, время года) оптическое поле одного и того же животного будет иметь разные характеристики (рис. 11). Имеет значение и местоположение наблюдателя.

Отражающая поверхность рыб формируется прежде всего структурой их кожи. В наружных слоях кожи рыб располагаются кристаллы *гуанина* и *гипоксината*, которые имеют вид тонких блестящих пластин — своеобразных микроскопических зеркал, имеющих высокую отражательную способность. Эти миниатюрные зеркала не только отражают свет с определенной длиной волны, но и производят его поляризацию. Благодаря этим кожным структурам рыбы имеют серебристую окраску тела.

Под и над отражательными пластинками гуанина и гипоксината располагается большое количество меланофоров и иридоцитов — структур, отвечающих за цветовую окраску тела рыбы. В результате взаимодействия отражающих пластин и пигментации кожи возникает специфический оптический эффект.

Именно поэтому субъективная оценка окраски рыб бывает столь неоднозначна. Данное явление хорошо известно аквариумистам, которые для демонстрации эффектной цветовой гаммы рыб использу-

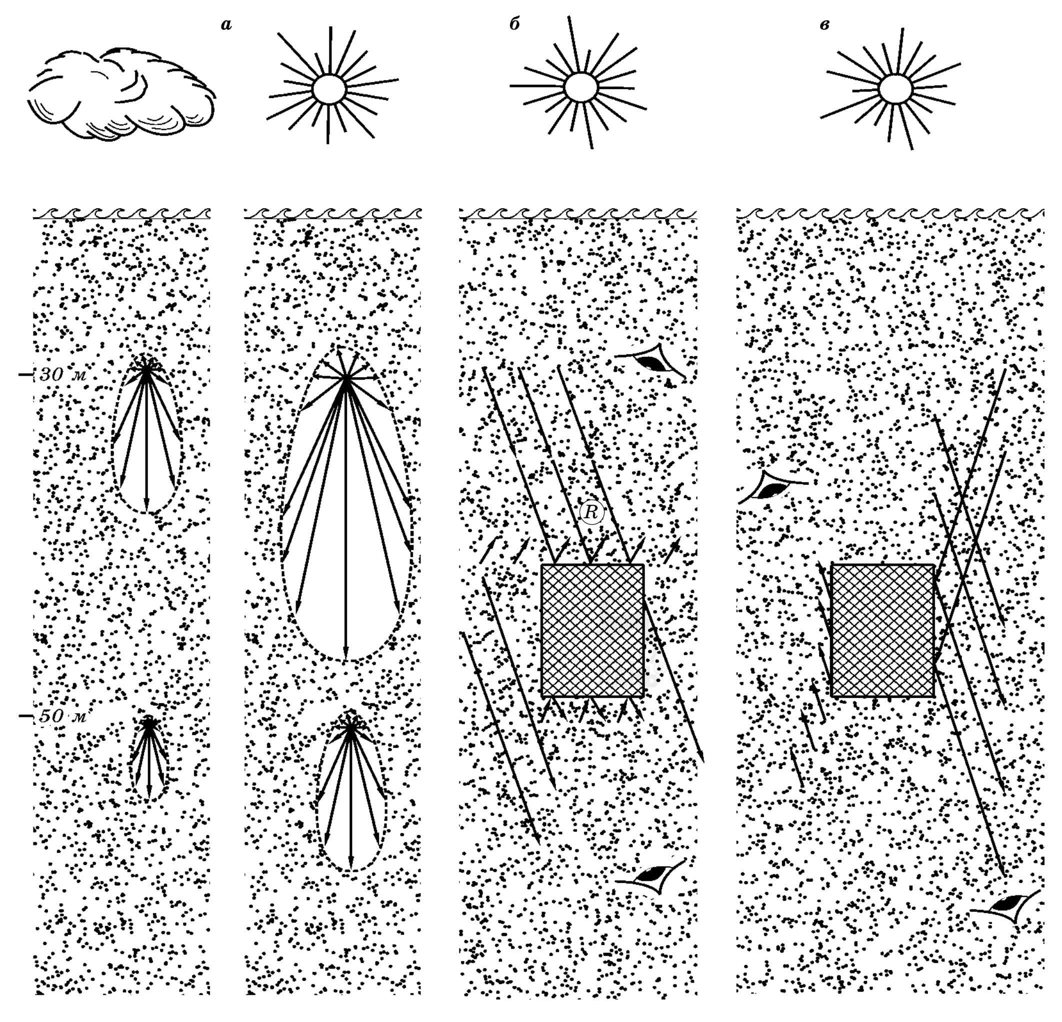


Рис. 11
Оптическое поле рыбы при различных условиях:
а — влияние солнечного света и толщи воды; *б*, *в* — влияние расположения наблюдателя. Интенсивность отраженного света *R* характеризует длина стрелки.

ют источники света с разными характеристиками, устанавливают их под разными углами по отношению к наблюдаемому объекту, применяют светоотражающие и светопоглощающие ширмы, грунты и прочее оборудование аквариума.

Таким образом, задача аквариумиста прямо противоположна той, что стоит перед рыбой в естественной среде обитания. Аквариумист, демонстрируя рыб на выставке, создает максимальное оптическое поле рыбы. В природе рыба минимизирует свое оптическое поле, так как у пелагической рыбы другая биологическая задача — стать наименее заметной для хищника.

В случае, если стратегия самозащиты рыбы иная (напугать противника, предупредить о своей ядовитости), окраска рыбы может быть яркой, а сама рыба заметна издалека. Подобная стратегия распространена в биоценозах коралловых рифов.

Иногда отражающие пластины и органы пигментации тела выполняют еще одну функцию — коммуникативную.

Так, у тропических стайных рыб, например голубых и красных неонов, «неоновая» полоса и яркая красно-голубая окраска тела служат для быстрого распознавания членов стаи в мутных водах притоков реки Амазонки.

В других случаях (бойцовая рыбка) яркая окраска тела самца служит для привлечения самки и для запугивания соперника.

ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Для большинства видов животных характерно *цветовое зрение*. Однако цвета разные виды животных воспринимают не в таких красках, как человек. Так, водная среда может быть сильно пигментирована за счет планктонных организмов или неорганических веществ, и тогда она выступает в качестве светового фильтра. Кроме того, водная поверхность производит поляризацию света, что также приводит к искажению цветовой гаммы. Наконец, особенности морфологии зрительного анализатора рыб, птиц и млекопитающих предполагают особое восприятие цветов.

Эксперименты показывают, что у рыб ганглионарный слой глаза по-своему анализирует возникающий в фоточувствительных клетках потенциал действия. Цвет объекта формируется в результате двух процессов: суммирования основных цветов, с одной стороны, и вычитания — с другой.

В формировании цветовой палитры участвуют и структуры головного мозга, например зрительные бугры среднего мозга.

К. Фриш методом условных рефлексов доказал способность пескаря, гольяна, колюшки и других рыб различать кормушки, окрашенные в различные цвета. Цветовая чувствительность глаза рыб утрачивается при снижении общей освещенности объекта до уровня менее 1 лк.

Свет как внешний раздражитель и, следовательно, зрение имеют неодинаковое значение для разных видов рыб. Планктонофаги и пелагические рыбы сильно зависят от света. При их искусственном ослеплении они утрачивают способность активно питаться.

Рыбы-планктонофаги имеют хорошо развитую зрительную систему. У них крупные глаза, большой зрачок, сложно организованная ретина и хорошо развитые отделы головного мозга, отвечающие за формирование зрительных образов (прежде всего средний мозг).

Активность таких видов рыб, как уклея, верховка, плотва, вобла, связана с освещенностью водоема. При изменении освещенности в пределах 1–500 лк пищевая активность рыб не меняется. Критическим уровнем освещения служит величина 0,1 лк, при которой рыбы прекращают активный поиск зоопланктона и поедают рачков только при непосредственном контакте с ними.

Для донных рыб (бентософагов) свет и зрение менее значимы. Так, при ослеплении осетровых их пищевая активность практически не изменялась. Глаза у них мелкие, ретина, чаще всего, однослойная, средний мозг менее развит. Пищевая активность наблюдается и при хорошей освещенности, и при полной темноте.

Многие хищные рыбы открытых вод при поиске и захвате добычи также полагаются исключительно на зрение, в связи с чем их пищевая активность проявляется только днем. У таких хищников, как окунь, судак, хорошо развит зрительный анализатор. Но среди хищных рыб есть и придонные виды, а также виды с пиком активности в ночное время. Понятно, что у этих хищников зрение хуже развито, второстепенно или вообще не имеет значения, по крайней мере, при поиске пищи.

Оптическая рецепция глаза основана на способности сетчатки поглощать достаточное количество световых квантов за счет разрушения светочувствительного пигмента. Установлено, что в сетчатке глаза большинства рыб с хорошим зрением присутствуют четыре фоточувствительных пигмента:

- родопсин с максимумом поглощения света с длиной волны около 500 нм;
- порфиропсин — с максимумом поглощения при 522 нм;
- йодопсин — с максимумом поглощения при 562 нм;
- цианопсин — с максимумом поглощения при 620 нм.

Измерения показали, что для рецепции синего света необходима структура, поглощающая излучение с длиной волны около 450 нм, для восприятия зеленого цвета — соответственно около 525 нм и красного — около 555 нм. Исходя из этого можно предположить, что у рыб могут быть проблемы с восприятием сине-фиолетовой части видимого спектра и более широкие возможности рецепции оранжево-красной части.

Однако практика показывает, что шкалы световосприятия рыб зависят от их местообитания (химического состава, цвета воды, ее прозрачности). У морских рыб шкала световосприятия сдвинута в коротковолновую часть спектра, у пресноводных рыб — в длинноволновую.

Характер световосприятия зависит и от глубины обитания рыбы, так как по мере увеличения глубины происходит резкое усиление поглощения водной средой красных и УФ-лучей. На больших глубинах преобладают лучи из синего спектра. У донных обитателей (скаты, камбала) и глубоководных рыб воспринимаемый спектр сужен до 410–650 нм. У рыб из поверхностных слоев он расширен до 400–750 нм.

В основе *спектральной чувствительности* глаза рыб лежат несколько явлений.

Во-первых, в ретине глаза рыб обнаружены все 4 известные в пределах типа хордовых животных светочувствительных пигмента, хотя для цветового зрения достаточно и двух.

Во-вторых, все колбочки сетчатки глаза рыб (клетки, обеспечивающие цветовое восприятие) имеют в своем составе жировые капли, представляющие собой раствор каротиноидов. И прежде чем световой луч попадет на фоточувствительный пигмент, он подвергается фильтрации раствором каротиноидов.

Теоретически с такими морфологическими и физиолого-биохимическими особенностями глаза рыбы могут иметь очень насыщенные цветом зрительные образы. По крайней мере, механизмы цветового восприятия у высших наземных позвоночных (включая человека) проще.

Среда обитания наложила отпечаток на функции и морфологию органов зрения рыб. Известно, что за восприятие света у рыб отвечает не только глаз. Так, у круглоротых имеются светочувствительные клетки на коже. При помощи этих образований животные определяют силу источника света.

У всех рыб имеется эпифиз — структура в составе промежуточного мозга со специфическими функциями. Но изначально — это светочувствительный орган. У миноги он имеет вид пузырька и расположен на голове близко к коже, которая в этом месте прозрачна. Это, по существу, *теменной глаз*, при помощи которого минога довольно сносно ориентируется в воде — определяет силу и направление источника света. Настоящий глаз, конечно, более совершенен и по строению, и по функциям.

Относительная величина глаз у рыб может колебаться в значительных пределах в зависимости от образа жизни и места обитания.

Морской окунь, судак, щука и многие другие рыбы имеют сравнительно крупные глаза. А глаза различных сомов, пескаря, вьюна относительно размеров их тела очень небольшие.

У морских глубоководных рыб, приспособившихся к жизни при очень низкой освещенности, глаза имеют просто огромные размеры. Диаметр их глаза может составлять 30–50% от длины головы (Polyipnus sp., Bathymacrops sp., Mycthophium sp.). Однако у других глубоководных видов рыб глаза могут быть редуцированы

Таблица 2

Характеристика свечения некоторых морских организмов

Организмы	Максимальная длина волны, нм	Интенсивность освещения, Вт/м²	Продолжительность свечения, с
Бактерии	470–500	10^4 квантов за секунду	Постоянно
Кишечно-полостные	—	$8\cdot10^{-11}$	2
Ракообразные	470–480	$(0{,}05–5{,}9)\cdot10^{-9}$	Постоянно
Рыбы	400–700	$1\cdot10^{-10}$	0,5–4,0 или постоянно

или вообще отсутствовать (Idiacanthus sp., Ipnops sp.). У пещерных рыб также большое разнообразие в строении глаза: от хорошо развитого до полностью редуцированного.

На глубине 800–900 м рыбы и другие водные животные широко применяют такое явление, как люминесценция, для облегчения зрительной коммуникации (табл. 2).

У отдельных видов морских животных яркость люминесцентного свечения очень высока — до 1 кд/м² (освещенность поверхности ночного моря в ясную лунную погоду на три порядка ниже!). Заметить такой яркий объект в мрачной морской пучине способны животные и с плохо развитым зрением. Так, глубоководная акула Isisticus sp. испускает люминесцирующий зеленый свет такой интенсивности, что эту рыбу в темноте морской пучины человек замечает с расстояния 10–15 м.

Люминесцируют рыбы по двум причинам. Так называемое *внутреннее свечение* рыб (семейства Macruridae, Serranidae, Galedae и др.) возникает благодаря люминесценции симбиотических микробов, населяющих пищеварительный тракт этих рыб.

Наружное свечение создается самим животным. Некоторые виды рыб таких семейств, как Elasmobranchii, Myctophidae, Stomtatidae и др., имеют на теле особые клетки, которые выделяют специфический секрет, содержащий вещество *люциферин*. При контакте с морской водой люциферин окисляется с образованием кванта света.

Органы свечения имеют сложное и разнообразное строение. Люцифериновые железы располагаются по бокам тела рыб в виде одиночных или двойных тяжей (Elasmobrachii, Sternoptyx sp., Stomias sp.). Однако описаны виды рыб, у которых люминесцирующие органы имеют вид прожектора в передней части тела (Photoblepharon sp., Maurolicus sp.). У рыбы Searsia имеется особая надключичная железа, которая при возбуждении выбрасывает в воду люминесцирующий секрет.

Рыбы Anomalops sp. и Photoblepharon sp. напоминают роботизированных монстров. У них люминесцирующие органы локализованы в вентральной части глазниц. При возбуждении эти рыбы могут включать и выключать люминесценцию. Причем светящийся поток не попадает на собственную сетчатку. Аномалопс втягивает орган люминесценции, имеющий форму горошины, в глазную ямку при помощи стебелька, на котором расположен орган люминесценции. А фотоблефарон закрывает свой люминопрожектор ложным нижним веком.

Некоторые виды светящихся рыб испускают свет постоянно, а некоторые производят пульсирующую люминесценцию при возбуждении. Излучаемый при этом свет имеет окраску в пределах от зелено-голубого до зелено-желтого оттенка. Длина волны этого свечения лежит в пределах 400–700 нм.

Таким образом, в условиях плохой освещенности водные животные могут утратить орган зрения или, наоборот, довести его строение до совершенства с тем, чтобы использовать даже минимальную освещенность мест своего обитания. При этом у рыб развиваются дополнительные адаптационные изменения.

РЫБИЙ ГЛАЗ

Расположение глаз на голове рыб также заслуживает обсуждения. Они могут быть расположены на голове симметрично или асимметрично. Классическим примером глазной асимметрии служат камбала, палтус и некоторые другие морские донные рыбы. Причем их асимметрия развивается в онтогенезе.

На стадии личинки глаза у этих рыб располагаются строго по бокам головы, а по мере роста и развития рыбы один глаз перемещается на противоположную сторону головы (рис. 12).

Глаз рыбы обычно спереди немного сплюснут. Хрусталик рыб имеет форму шара. Снаружи глазное яблоко покрыто прозрачной роговой оболочкой, являющейся продолжением кожи. Глазное яблоко заполнено стекловидным телом.

Коэффициент преломления роговицы и стекловидного тела глаза рыбы близок к коэффициенту преломления воды (1,33). У хрусталика коэффициент преломления в среднем составляет 1,65. Отсюда следует, что степень сфокусированности изображения на светочувствительный слой — сетчатку — у рыб зависит только от положения хрусталика.

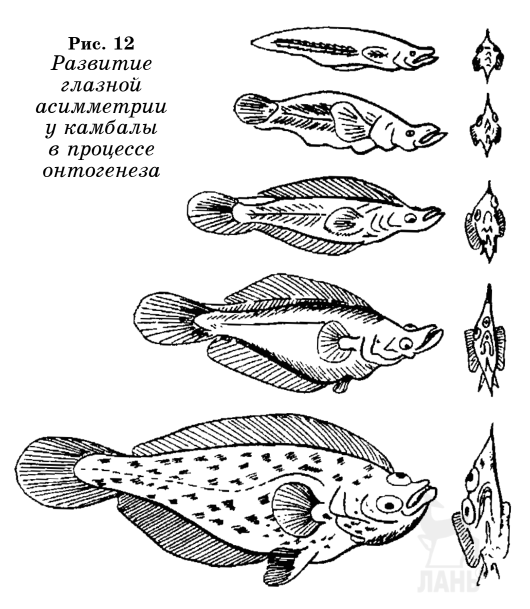


Рис. 12 *Развитие глазной асимметрии у камбалы в процессе онтогенеза*

Хрусталик обладает подвижностью благодаря наличию так называемого Галерова органа. За счет сокращения его мышц хрусталик аккомодирует (фокусирует) зрение, обеспечивая четкое восприятие различно удаленных от рыбы объектов.

Хрусталик в форме шара, безусловно, более предпочтителен для рыб по сравнению с двояковыпуклой линзой наземных животных. Сферическая линза имеет наибольшую светосилу. На сетчатку глаза рыбы попадает в 5 раз больше световой энергии по сравнению с глазом человека. Для водного образа жизни с пониженной освещенностью — это большое преимущество.

Радужная оболочка образует зрачок, но его отверстие у рыб меняется незначительно, т. е. зрачковый рефлекс у рыб практически отсутствует.

Углы зрения у рыб очень большие и достигают 170° по горизонтали и 150° по вертикали. Хрусталик в глазном яблоке рыбы смещен от центра и занимает нижнее или передненижнее положение относительно продольной оси глаза. В результате при одной и той же аккомодации рыба одновременно отчетливо воспринимает объекты, расположенные на разном расстоянии и под разным углом к ней. Такое видение для рыб (особенно молоди) чрезвычайно важно, так как позволяет в одно и то же время отслеживать мелкие планктонные организмы и врагов, подкрадывающихся сзади и сбоку от рыбы.

Дальность видимости объектов в воде зависит от прозрачности и освещенности. Во внутренних водоемах, например прудах, она не превышает метра. В морских водах она значительно выше и доходит до десятков метров. Правда, на этот показатель большое влияние оказывает величина объекта наблюдения и то, подвижен он или неподвижен. Движущиеся крупные объекты, а также их тени воспринимаются рыбами с большого расстояния и оцениваются как источник опасности с соответствующими оборонительными реакциями.

Таблица 3

Дальность распознавания атериной своих сородичей (1,5 см длиной) в процессе онтогенеза

Длина рыбы, см	Диаметр глаза, мм	Дальность видимости, см
5,5	4,5	90
2,0	2,0	45
1,5	0,9	24
0,8	0,5	7

Способность рыб видеть объекты в воде изменяется в процессе онтогенеза. С ростом рыбы увеличиваются размеры глаз и возрастают функциональные возможности зрительного анализатора (табл. 3).

Однако следует иметь в виду, что сравнительно большая дальность видения у рыб не обеспечивается четкостью распознавания предметов. Большая дальность зрения, скорее всего, имеет сигнальное значение в распознавании опасности.

В процессе роста рыб изменяется и угол разрешения глаза. Связанная с этим острота зрения возрастает в 6 раз.

Сетчатка глаза у всех позвоночных животных устроена примерно одинаково. Она имеет *инвертированный* характер восприятия света. Прежде чем попасть на светочувствительные клетки, расположенные в базальной части ретины, свет проходит через ганглионарные, биполярные и частично через амокринные и горизонтальные клетки в составе сетчатки. Несомненно, что при этом происходит частичное рассеивание света. Биологический смысл данного явления остается неясным. Однако ни один исследователь не берет на себя смелость заявлять об инвертированности сетчатки глаза как эволюционной ошибке природы.

Инвертированность сетчатки отмечается в строении глаза всех позвоночных животных — от рыб до высших млекопитающих. Если бы инвертированность сетчатки была ошибкой природы, то в процессе эволюционизирования от низших животных к высшим она была бы устранена за ненадобностью.

РЕТИНОМОТОРНАЯ РЕАКЦИЯ

Сетчатке глаза рыбы свойственна *ретиномоторная реакция*, позволяющая зрительному анализатору формировать адекватную зрительную картину, независимо от степени освещенности наблюдаемого объекта. Этот механизм особенно важен для рыб, так как возможности зрачка глаза как регулятора светового потока у рыб очень ограничены. Поэтому только ретиномоторная реакция дает рыбам возможность быть активными в условиях меняющегося освещения.

Схема адаптации ретины к уровню светового потока представлена на рис. 13.

При попадании на ретину яркого света после темновой адаптации (правая часть рисунка) в сетчатке наблюдаются перемещения светочувствительных клеток. Первыми реагируют клетки пигментного эпителия: они погружаются в слой палочек и колбочек и закрывают палочки. При этом колбочки за счет своих сократительных структур — миоидов — подтягиваются и как бы вылезают из пигментного слоя. Палочки производят перемещения в противоположном от колбочек направлении, что обеспечивает их плотное укрытие пигментом. Таким образом, колбочки поглощают энергию яркого света, а палочки

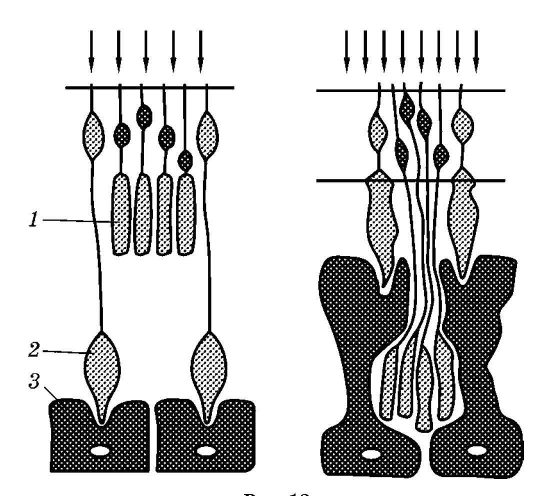


Рис. 13
Ретиномоторная реакция:
1 — палочки; *2* — колбочки; *3* — пигментные клетки.

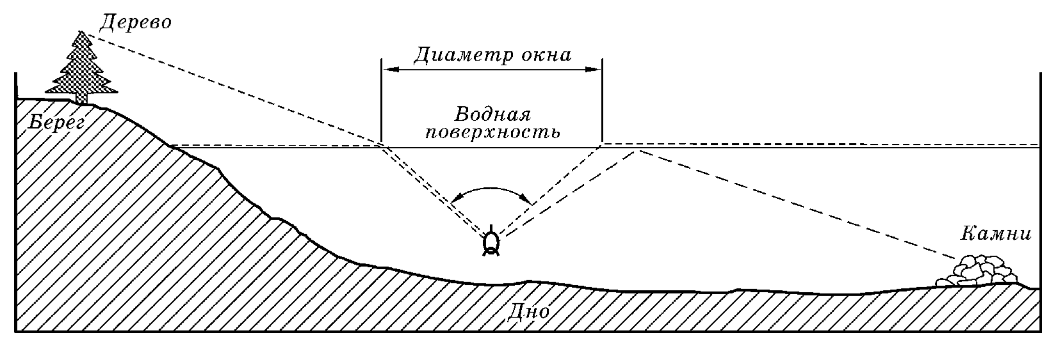


Рис. 14
Поле зрения рыбы

реципрокно блокируются и не участвуют в процессе фоторецепции.

В условиях ограниченной освещенности к наружной мембране подтягиваются палочки, а колбочки погружаются в пигментный слой и изолируются от световых лучей.

Границы освещенности, при которой запускается ретиномоторный механизм, различны у разных рыб. У морской атерины ретиномоторная реакция возникает при освещенности в 1–10 лк, у ставриды — 0,01–10 лк, у карася — 0,01–1,0 лк, у вьюна — 0,01–0,1 лк, у голавля 0,001–0,0001 лк.

На чувствительность глаза рыбы к яркости света влияет и процесс темновой/световой адаптации. Темновая адаптация глаза рыб занимает около 30 минут, световая адаптация происходит быстрее — всего за 10–30 секунд. Однако полная настройка глаза на эффективную рецепцию света может продолжаться и несколько часов.

Контрастная чувствительность глаза в сумерках ниже, чем при ярком освещении. А способность выделять предмет из общего фона зависит от яркости фона, характеристик самого предмета (его яркости, размеров, подвижности) и адаптационного состояния глаза.

Выше уже отмечалось, что рыбы видят недалеко, если проводить сравнение с наземными животными. Здесь же отметим следующее. Дальность видимости предметов в воде зависит и от их цветности. Сети, окрашенные в разный цвет, например, хамса замечает на разном расстоянии (м):

- сине-зеленые — 0,5–0,7;
- темно-синие — 0,8–1,2;
- темно-коричневые — 1,3–1,5;
- серые и черные — 1,5–2,0;
- белые — 2,0–2,5.

Предметы в воде и предметы над водой воспринимаются рыбой неодинаково из-за разной преломляющей способности воды и воздушной среды.

На рис. 14 показано поле зрения рыбы. Глаз рыбы напоминает широкоугольный объектив фотоаппарата.

Предметы у поверхности воды рыба воспринимает крупнее, чем они есть на самом деле, а дальние объекты рыба воспринимает как мелкие. Такая информация, несмотря на ее необъективность, не лишена смысла, так как объекты у поверхности воды представляют большую опасность для рыбы, нежели удаленные.

В поле зрения рыбы попадают предметы, даже расположенные у горизонта (дерево). Однако эти предметы воспринимаются рыбами в сильно искаженном виде. Зрительное поле рыбы настолько специфично, что в оптике широкоугольные объективы, создающие по периферии искажение, получили название «рыбий глаз».

В воде рыба (имеются в виду активные дневные виды с хорошим зрением) видит не только предметы в окне (угол 97,6°), но и предметы, отраженные водной поверхностью со дна (на рисунке это камни).

МЕХАНИЗМ ФОТОРЕЦЕПЦИИ

Большой интерес представляет интимный механизм фоторецепции и трансформации энергии кванта света в энергию нервного импульса. Чувствительность палочек и колбочек к свету обусловлена наличием в них пигментов. В химическом отношении любой зрительный пигмент является сложным белком, в составе которого имеется полипептидная структура, различная в палочках и колбочках, соединенная с одним из производных витамина А:

- *родопсин* = ретиналь + палочковый белок опсин;
- *порфиропсин* = ретинен + палочковый белок опсин;
- *йодопсин* = ретиналь + колбочковый белок опсин;
- *цианопсин* = ретинен + колбочковый белок опсин.

В сетчатке млекопитающих присутствует ретинол в форме ретиналя. У рыб помимо ретиналя обнаруживают и ретинен (рис. 15).

Молекулярную массу зрительных пигментов оценивают в 28 000–40 000, а диаметр молекулы — в 40–50 ангстрем. В фоточувствительных клетках пигменты локализованы в мембранах наружных сегментов.

И ретиналь, и ретинен являются альдегидами ретинола. Различаются они только строением циклической части молекулы. У ретинена кольцо в положении «3» имеет дополнительную двойную связь. Это различие приводит к смещению спектра поглощения пигмента в красную область. Собственно, на действие кванта света реагирует 11-цис-изомер ретиналя и ретинена. Под действием света углеродная цепь 11-цис-изомера распрямляется и тянет за собой молекулу опсина, который изменяет свою конформацию.

Далее происходят два важных события. Во-первых, светочувствительная клетка перемещается в пигментный слой сетчатки, где осуществляется восстановление изомера. Во-вторых, конформационные изменения белка опсина приводят к изменению состояния мембраны эндоплазматического ретикулума с открыванием кальциевых каналов светочувствительных клеток.

В конечном счете изменяется мембранный потенциал базальной мембраны палочки (колбочки), которая является одновременно и пресинаптической частью синаптического образования с биполярной клеткой.

Палочки и колбочки имеют отрицательный потенциал покоя. Реакция рецепции кванта света приводит к гиперполяризации клеточной мембраны, т. е. ее внутренняя сторона становится еще более электроотрицательной по отношению

H_3C, CH_3, C, H_2C, H_2C, CH_2, C, C–CH_3 (кольцо) C–$CH{=}CH$–$\underset{|}{\overset{CH_3}{C}}{=}CH$–$CH{=}CH$–$\underset{|}{\overset{CH_3}{C}}{=}CH$–$CH_2OH$

Витамин A_1 (ретинол)

H_3C, CH_3, C, H_2C, HC, CH, C, C–CH_3 (кольцо) C–$CH{=}CH$–$\underset{|}{\overset{CH_3}{C}}{=}CH$–$CH{=}CH$–$\underset{|}{\overset{CH_3}{C}}{=}CH$–$CH_2OH$

Витамин A_2 (дегидроретинол)

Рис. 15
Ретиноиды ретинол и ретинен, входящие в состав зрительных пигментов

к наружной. Экспериментально доказано, что гиперполяризация мембраны не влияет на калиево-натриевый насос, но изменяет мембранную проницаемость для ионов натрия.

Все эти электрохимические изменения фоторецепторов приводят к возбуждению биполярных клеток, а их деятельность, в свою очередь, интегрируют ганглиозные клетки. Так рождается нервный импульс, поступающий затем в зрительные центры головного мозга.

ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР И РАЗВИТИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Уровень развития фоторецепции оказывает большое влияние на морфологию головного мозга, в частности, на развитие среднего мозга, мозжечка и ретикулярной формации ствола, что видно при сравнении рыб, занимающих разные экологические ниши (рис. 16).

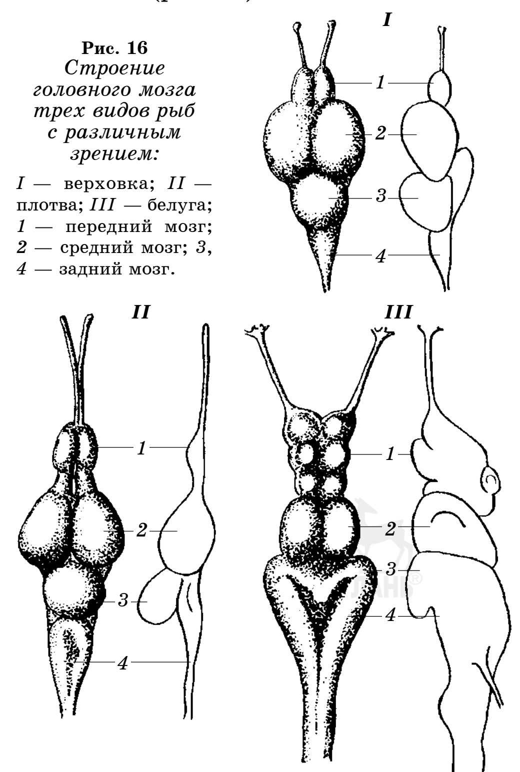


Рис. 16
Строение головного мозга трех видов рыб с различным зрением:
I — верховка; *II* — плотва; *III* — белуга; *1* — передний мозг; *2* — средний мозг; *3*, *4* — задний мозг.

У активных дневных рыб — верховки и плотвы — хорошо развиты зрительные бугры среднего мозга *2*, которые выполняют функцию конечной интеграции нервных импульсов, поступающих по зрительным нервам. У белуги, рыбы с сумеречным зрением, средний мозг развит хуже, зато хорошо развит обонятельный мозг *1* и продолговатый *4*, отвечающий за осязание. У рыб с острым зрением большой удельный вес в структуре головного мозга приходится и на мозжечок *3*. Возможно, это связано с тем, что рыбы с хорошим зрением, как правило, ведут активный образ жизни, т. е. обладают более сложными локомоторными реакциями.

У таких рыб, как щука, судак, окунь, лосось на верхней проекции головного мозга средний мозг занимает 50–55% площади. У осетровых рыб площадь проекции среднего мозга составляет только 13–23%.

Роль зрительной сигнализации в онтогенезе меняется существенно. Параллельно меняется и морфология головного мозга. Например, мальки сазана величиной 7–10 мм питаются планктоном, в поиске которого животные полагаются на зрение. Поэтому на данной стадии развития у сазана крупные глаза и хорошая острота зрения. Средний мозг на проекции головного мозга в это время занимает 45% площади. У сазана, перешедшего на питание бентосом (длина 327 мм), острота зрения падает, а проекция среднего мозга занимает 31%. А у взрослых рыб, ориентирующихся при поиске пищи в основном на химическую и тактильную сигнализацию, этот показатель еще меньше.

Похоже, что и степень развития мозжечка у рыб связана с функцией зрения. Мозжечок хорошо развит у светолюбивых видов.

Таким образом, зрительный анализатор у рыб имеет большое значение. Зрение позволяет рыбам осуществлять адекватные реакции на изменения внешней среды. В процессе филогенеза развитие функции

зрения стимулировало возникновение многих прогрессивных морфофункциональных адаптаций и, прежде всего, развитие центральной нервной системы. В то же время следует подчеркнуть, что класс рыб достаточно разнообразен и в нем имеется немало представителей, пищевая, половая, оборонительная и прочие виды активности которых не зависят или слабо зависят от зрения.

ЗРЕНИЕ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Зрительный анализатор наземных позвоночных имеет разный уровень развития, соответствуя задачам сенсорной или перцептивной психики. Однако у всех наземных позвоночных строение периферической части анализатора (глаза) и его центрального аппарата отличается более высоким уровнем структурной организации.

Морфологические особенности зрительного анализатора высших позвоночных указывают на то, что зрение в их жизни играет важную роль. У многих птиц и млекопитающих очень острое зрение. Не менее острое зрение и у млекопитающих, живущих на открытых пространствах. Рассмотрим особенности зрения наземных животных на примере домашней кошки.

Все представители семейства кошачьих имеют крупные глаза. За счет выпуклой роговицы глаза кошки как бы несколько выносятся вперед. Это обеспечивает животным широкоугольное зрительное восприятие. Каждый глаз кошки обеспечивает восприятие окружающей среды в пределах 200°. Суммарный угол зрения кошки может существенно варьировать в зависимости от положения глаз на голове. У среднестатистической кошки со строением черепа типа европейского дикого кота (персидские или бирманские кошки) угол зрения составляет примерно 180°. У кошек с вытянутой лицевой частью головы (сиамские, абиссинские кошки) и более раздвинутыми глазами угол зрения шире. Кошки редко поворачивают голову в стороны, поскольку и в статическом положении головы зрительно контролирует все происходящее вокруг.

Цвет глаз (цвет радужной оболочки) домашней кошки может варьировать от бледно-желтого до медно-красного и зеленого. А у сиамских и бирманских кошек цвет глаз вообще голубой. Изменяется цвет глаз и в процессе онтогенеза. Так, у котят всех пород в первые два месяца жизни глаза голубые. На 10–12-й неделе жизни цвет глаз начинает меняться. Окончательно цвет радужной оболочки стабилизируется только через год.

Зрение кошки адаптировано к восприятию зрительных образов в условиях любой освещенности, исключая полную темноту. У кошки необычный зрачок. Он имеет форму вертикальной щели. В условиях интенсивной освещенности зрачок сужается до узкой полоски.

При плохом освещении зрачок расширяется до предела и приобретает геометрию круга, занимающего большую часть глаза. Таким образом, зрачок дозирует световой поток, попадающий на сетчатку глаза. Особенностью зрительного анализатора кошки является то, что она хорошо видит в сумерках, т. е. в условиях слабой освещенности. Этому благоприятствует ряд морфофункциональных особенностей глаза. Крупный глаз предполагает наличие большой площади светочувствительного слоя — сетчатки. К тому же сетчатка глаза кошки имеет очень высокую плотность светочувствительных клеток — палочек и колбочек. Однако по сравнению с животными, пик активности которых приходится на светлое время суток, у домашней кошки относительно больше палочек, содержащих лишь один фотопигмент — *родопсин*.

У дневных хищников соотношение колбочки–палочки выше. Известно, что палочки обеспечивают монохромное восприятие зрительных образов, а колбочки — полихромное восприятие света.

Процессу концентрации света при слабом освещении способствует и вышеупомянутая выпуклая форма склеры и необычайно широкий зрачок.

Дополнительно следует указать на то, что у кошки имеется развитый отражающий свет слой — Tapetum lucidum. Особенностью этого образования является очень высокая концентрация в клетках цинка и таурина. Тапетум располагается за инвертированной сетчаткой и потому усиливает воздействие слабого светового потока на светочувствительные клетки за счет своих отражающих свойств. Фактически Tapetum lucidum гарантирует повторное прохождение луча света через сетчатку глаза. Таким образом, в терминах оптической физики, кошачий глаз имеет высокую светосилу.

Естественно, что подобная светорецепция обеспечивает возбуждение светочувствительных клеток глаза кошки световым потоком такой силы, который для глаза других животных (дневных) является допороговым раздражителем. Благодаря эффективной работе фотоотражающего слоя пороговое значение длины световой волны для кошки составляет невероятно малую величину — всего 0,06 нм! Для наглядности укажем, что пороговое значение длины световой волны у человека оценивается в 1 нм. Такая особенность кошачьего зрения обеспечивает животному прежде всего градиентное восприятие разных оттенков серого цвета. При этом кошка в сумерках замечает движения мелких предметов.

Остроту зрения животных в условиях низкой освещенности косвенно обеспечивает и бинокулярность зрения.

Однако основная задача бинокулярного восприятия заключается в том, чтобы детализировать получаемую визуальную картину и определять расстояние до отдельных объектов в окружении.

Как уже отмечалось, общее поле зрения кошки приближается к 200°. В этом секторе на долю бинокулярного восприятия приходится угол в 45° в центральной части поля зрения. Бинокулярное зрение обеспечивает большую глубину резкости, придает объемность и позволяет животному детализировать картину. Для сумеречного хищника это важно. Бинокулярное зрение кошки позволяет животному очень точно определять расстояние, размеры и объем интересующего объекта и с большой точностью дозировать силу своих мышц при локомоциях (например, при броске на обнаруженную мышь).

У лошади глаза расположены таким образом, что животное постоянно имеет широкое поле зрения, приближающееся к 360°. Однако при этом у лошади имеются несколько слепых зон. Узкая полоска слепой зоны создается у нее за затылком, надо лбом и под подбородком. Такая организация зрения позволяет лошади как стадному животному открытых пространств контролировать среду обитания и своевременно фиксировать изменения по всем направлениям. Незамеченным к табуну лошадей на пастбище приблизиться просто невозможно. Но зона бинокулярного зрения у лошади сужена до 55° (Э. Хенгги, 2004).

Остроту зрения кошки обеспечивает и своеобразное строение зрительных трактов — нервных пучков, отходящих от левого и правого глаза к зрительной коре (затылочная область больших полушарий головного мозга). Нервные волокна, отходящие от внутренних половин сетчатки правого и левого глаза, на подходе к коре перекрещиваются («зрительный перекрест»). Таким образом, часть афферентного потока с левого глаза уходит в правую область зрительной коры, а с правого глаза — в левую область зрительной коры. С наружных секторов сетчатки афферентация поступает в кору напрямую, т. е. минуя перекрест. Особенностью кошки является то, что зрительный перекрест у нее несимметричен. Левая половина зрительной коры кошки получает большую часть зрительного потока. Подобная

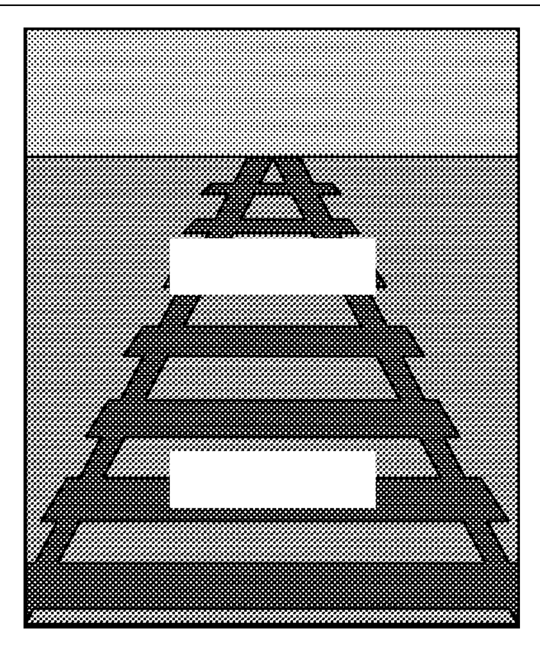


Рис. 17
Иллюзия Понзо

нейрофизиологическая асимметрия в работе зрительного анализатора создает трехмерность зрительного образа, т. е. значительно повышает информативность зрительного контроля над средой обитания.

Способность животных к трехмерному восприятию среды при помощи органов зрения доказывают специальные лабораторные опыты. Так, лошади воспринимают объемно даже графическое полотно. В исследованиях лошадей научали выбирать картины с линейной перспективой, и животные успешно справлялись с поставленной задачей. Например, лошадь видит объемность картинки Понзо (рис. 17), и при этом совершает ту же ошибку, что и человек: лошадь, как и человек, воспринимает верхний прямоугольник как более крупный объект по сравнению с нижней фигурой того же размера.

Мелким грызунам детализация зрительных образов не нужна. Для потенциальной жертвы кошки (мелкий грызун) важнее иметь более широкое монокулярное зрение, которое позволяет контролировать окружение (приближение кошки) по крайней мере с трех сторон. Узкий сектор бинокулярного зрения (около 30°) достаточен грызуну для того, чтобы отыскивать пищу (семена, плоды, корешки, насекомые).

Кошка хорошо адаптирована и для восприятия зрительных образов при ослепительно ярком свете. При ярком освещении ее зрачок-щель смыкается, оставляя лишь небольшие отверстия в верхней и нижней части зрачка. Но даже при столь ограниченном проникновении светового потока на сетчатку глаза яркий свет вызывает у кошки дискомфорт.

Экспериментально показано, что в условиях очень яркой освещенности кошки различают неподвижные объекты на расстоянии до 4–6 м, с максимальной четкостью около 1,5–2,0 м. Для сравнения отметим, что наибольшая четкость изображения у лошади обеспечивается на расстоянии до 6–7 м, а у человека — до 10 м.

Специфику зрительного восприятия мира кошки создает и особое строение центральной ямки. В случае пристального изучения объекта, когда важна острота зрения, изображение фокусируется именно в эту часть сетчатки глаза. Интересно, что у кошек, ведущих дневной образ жизни и охотящихся на открытых пространствах (гепард), центральная ямка вытянута по горизонтали. У сумеречных кошек (домашняя кошка) и ночных хищников (пантера) центральная ямка имеет форму диска.

Центральная ямка — это участок сетчатки с наилучшим цветоощущением. В этой части сетчатки глаза находятся исключительно колбочки, т. е. нервные чувствительные клетки, возбуждение которых вызывает свет с определенной длиной волны.

У лошади нет центральной ямки, но есть «центральная линия». Это центральная область на сетчатке, относительно которой перпендикулярно глазному дну выстраиваются в линию рецепторы. Направление светового потока на центральную

линию обеспечивает фокусировку изображения у лошади.

Следует подчеркнуть, что в составе сетчатки глаза кошки количество колбочек в сумме невелико. Соотношение палочки–колбочки у кошки составляет 25:1 (у человека 4:1, у лошади 9:1). Да и функционально колбочки домашней кошки своеобразны. Они легко возбуждаются под влиянием света с длиной волны в пределах 450–550 нм (сине-зеленый спектр). Это основная цветовая палитра зрительных образов домашней кошки. В то же время колбочки мало чувствительны к свету с длиной волны менее 400 нм (синий спектр) и нечувствительны к красному диапазону световой волны (600–700 нм), т. е. в обычной жизни зрительные образы, которые формирует зрительный анализатор кошки, не имеют яркой цветовой раскраски.

Однако физиологи сообщают о том, что в процессе специальной продолжительной тренировки кошку можно научить дифференцировать многие оттенки синего, желтого и красного спектра. Очевидно, что детализированное цветовое зрение не входит в перечень необходимых физиологических свойств животного, пик жизненной активности которого не совпадает с наивысшей суточной освещенностью. В сумерках все мыши и воробьи выглядят серыми, так же как и соплеменники домашней кошки (генетические эксперименты человека с изменением окраса кошек здесь в расчет не принимаются).

Таким образом, можно заключить, что кошки распознают цвета, поскольку, кроме палочек, в их сетчатке присутствуют и колбочки, и, следовательно, кошки не являются дальтониками. Но так как афферентный поток зрительного рецепторного аппарата кошки, по большей части, создается посредством активизации палочек и пик активности кошки приходится на сумерки и ночное время, то яркая цветовая картина окружающего мира для них второстепенна. Методом выработки условных рефлексов показано, что домашние кошки хорошо воспринимают монохромные картинки с большой градацией серых полутонов. Из цветового спектра при высокой освещенности им доступен голубой, зеленый и желтый цвета. Специалисты считают, что красный цвет кошка не в состоянии выделить из общего хроматического ряда.

Лошадь по-своему воспринимает цветность окружающего мира. Экспериментально установлено, что этот вид животных хорошо отличает красный цвет от синего. Но неясно, распознает ли лошадь зеленый и желтый цвета. Глаза лошади хорошо адаптированы к работе в сумерках. В сетчатке глаза лошади преобладают палочки. Дополнительно у лошади хороша развит светоотражающий слой — tapetum lucidum. Следовательно, слабый световой поток на сетчатке глаза лошади многократно усиливается.

Особенность кошачьего зрения объясняет суточную динамику активности животного. В средине дня кошки предпочитают отдыхать. Яркий солнечный свет явно создает ощущение дискомфорта у домашней кошки. С наступлением сумерек, когда среда поддается их зрительному контролю в большей мере, животные активизируются. В абсолютной темноте глаз кошки пассивен, поэтому ночью локомоции кошки обслуживает не зрение, а другие сенсорные системы — слух и система тактильной сенсорики.

1.5. ТЕРМИЧЕСКАЯ СЕНСОРИКА

Для абсолютного большинства животных, населяющих земной шар, температурный фактор является чрезвычайно значимым. Зачастую самые опасные поведенческие реакции животных направлены на адаптацию именно к изменению температуры окружающей среды. Так, в средней полосе России температурный фактор предопределяет стратегию воспроизводства всех

животных. Половая активность животных и появление на свет молодняка приурочены к определенному времени года. Воспроизводство построено таким образом, чтобы кормовых ресурсов было достаточно как для выживания родителей, так и для роста молодняка.

Многие виды уклоняются от прямого контакта с неблагоприятными температурными условиями жизни. Одни впадают в зимнюю (или летнюю) спячку, другие мигрируют в районы с более теплым климатом. Используют животные и морфологические адаптации для защиты от пагубных температур. Птицы и звери к зиме линяют, покрываются более теплым пухом или шерстью. К зиме животные накапливают большие жировые запасы. Подкожный и внутренний жир одновременно служит и источником энергии, и термоизолирующим слоем в холодное и голодное время.

Столь важный фактор среды обитания, как температура, отслеживается специальной сенсорной системой. Наиболее сложное строение термический анализатор имеет у животных с постоянной температурой тела (гомойотермные животные). У гомойотермных животных термический анализатор воспринимает температуру внешней, а также внутренней среды и запускает соответствующие механизмы терморегуляции тела животного (физическая, химическая и поведенческая терморегуляция).

У животных (собака) вырабатываются условные рефлексы на тепло и на холод. Исследователи вырабатывали условный рефлекс у собаки на вливание через фистулу желудка воды с температурой 36°С. После закрепления рефлекса у собаки выработали другой рефлекс на воду с температурой 26°С. Причем условный рефлекс на тепло не запускается холодовым воздействием. Это указывает на раздельную рецепцию холода и тепла, т. е. холод и тепло следует рассматривать как два самостоятельных раздражителя.

Механизм термической сенсорики изучен неполно. Очевидно, что у термоанализатора имеется периферическая часть и центральный аппарат.

Периферическая часть термического анализатора представлена рецепторами двух типов — колбами Краузе и тельцами Руффини. Это специализированные кожные рецепторы, в которых развивается потенциал действия в ответ на охлаждение или нагревание. Колбы Краузе реагируют на холодовые раздражители. Тельца Руффини возбуждаются при воздействии на них повышенных температур.

Плотность распределения колб Краузе и телец Руффини по телу животных и человека неравномерна. В сумме количество холодовых рецепторов существенно превышает количество тепловых рецепторов. Холодовые рецепторы располагаются в коже ближе к поверхности (на глубине 0,17 мм). Тельца Пачини лежат глубже (0,3 мм). Более чувствительны к температурным изменениям конечности животного, менее чувствительно туловище. На теле имеются зоны преимущественной локализации холодовых и тепловых терморецепторов. К тепловому воздействию более чувствительно туловище, к холодовому — дистальные участки конечностей.

Нервные волокна от терморецепторов уходят через верхние корешки спинного мозга в серое вещество верхних рогов. Отсюда через переднюю комиссуру по спиноталамическому восходящему пути афферентный поток поступает в ядра латерального таламуса противоположной стороны. Далее сенсорная информация направляется в гипоталамус и в кору больших полушарий головного мозга.

Центральный отдел термической сенсорной системы находится в задней центральной извилине коры. Экспериментальное электрическое раздражение этой зоны приводит к различным нарушениям терморегуляции животного.

1.6. ТАКТИЛЬНАЯ СЕНСОРИКА

В определенных обстоятельствах сложное поведение кошек объясняется тем, что связь животного с внешним миром осуществляется посредством высокоразвитого тактильного рецепторного аппарата. Осязательные рецепторы разбросаны по всему телу животного. Но некоторые части тела домашней кошки имеют высокую плотность чувствительных нервных окончаний, специализированных на восприятии таких раздражителей, как прикосновение (давление). Это прежде всего морда и передние конечности. Повышенную чувствительность к прикосновению к мордочке можно наблюдать уже у новорожденного котенка. Эта особенность новорожденного на фоне относительной недоразвитости основных сенсорных систем позволяет ему быстро отыскивать сосок. А высокая чувствительность передних конечностей к тактильному раздражению создает объективные предпосылки для быстрого развития навыков манипулирования у котят. Рецепцию тактильных раздражителей осуществляют специализированные нервные окончания, заложенные в разных участках кожи.

Чувствительные нервные окончания имеют различное строение и возбуждаются под влиянием раздражителей различной модальности. Под влиянием легкого прикосновения возбуждаются нервные сплетения вокруг волоса, а также тельца Мейснера. На глубокое давление реагируют тельца Пачини.

Особую роль в формировании чувства осязания играют вибриссы — специализированные длинные жесткие волоски. Вибриссы располагаются «кустом» в строго определенном месте. Наиболее длинные вибриссы расположены на верхней губе кошки латеральнее носа. У отдельных кошек длина этих волосков достигает 10 см. Поэтому куда бы кошка ни пошла, она обязательно соприкасается посредством этих «усов» со всеми предметами, которые ей попадаются на пути, или с воздушными потоками, которые от этих предметов исходят. Вибриссы верхней губы очень чувствительны к малейшему движению воздуха. Причем они фиксируют не только сам факт передвижения воздушных масс, но и качественные характеристики этого движения (скорость, завихрения, движение слоев). Существует научно обоснованное суждение о том, что в полной темноте кошка способна передвигаться и не натыкаться на предметы именно благодаря чувствительности вибрисс.

Помимо вибрисс на верхней губе, у кошки имеются похожие образования и на щеках, в составе бровей над глазами, на подбородке.

У многих кошек вибриссы можно обнаружить на медиальных поверхностях передних конечностей, а также на локтях. Благодаря этим волоскам чувствительность передних конечностей кошки значительно выше, чем чувствительность задних конечностей. Если прикоснуться к волоскам передних конечностей во время сна кошки, то животное мгновенно просыпается.

Волосяная луковица вибрисс снабжена большим количеством нервных окончаний. Они обеспечивают не только высокую чувствительность по отношению к раздражителю, действующему на вибриссы. Определенным образом эти нервные окончания дифференцируют раздражители. Более того, раздражение вибрисс вызывает у кошки разные ощущения — от приятных до неприятных.

По мнению Б. Фогла, система вибрисс кошки неоднородна не только морфологически, но и функционально. Можно выделить, по меньшей мере, три функции, которые они выполняют в ситуациях, когда органы зрения и слуха не обеспечивают животному надежный контроль за окружающей средой:

- защитную (раздражение вибрисс, расположенных над глазами, приводит к морганию; на верхней губе — к облизыванию; на подбородке — к отдергиванию головы, т. е. реакция кошки на

раздражение вибрисс, расположенных в разных местах, различна);
- осязательную (информация о размерах, форме предметов, расстоянии до них);
- оценку движения воздуха.

Это утверждение подкрепляется экспериментами на животных, которым удалили вибриссы. Без вибрисс кошки не способны ориентироваться в темноте. Животные без вибрисс в темноте натыкаются на предметы.

Повышенной тактильной чувствительностью обладают у кошки и подушечки передних лап. Именно из-за высокой чувствительности нервных окончаний подушечек кошка ставит переднюю конечность очень осторожно. Однако давление на поверхность, которое при этом возникает, неожиданно велико. Наверное, всех владельцев домашних кошек удивляет то, с какой силой животное давит передней конечностью, когда наступает на ногу человеку. Не исключено, что как легкое прикосновение, так и надавливание передней лапой с усилием имеет определенный перцептивный смысл.

Изучение морфологии подушечек лап кошки показывает, что они усеяны огромным количеством чувствительных нервных окончаний, имеющих разную специализацию. Здесь присутствуют чувствительные баро-, механо-, тензо- и терморецепторы. При контакте с предметом посредством подушечек и когтей передних лап кошка получает информацию о структуре, температуре, влажности, твердости поверхности, а также конфигурации предмета.

В литературе приводятся гипотетические представления о том, что кошки при помощи передних лап воспринимают вибрацию и низкочастотные колебания земной коры — якобы эта особенность рецепторного аппарата и позволяет животным предвидеть природные катастрофы — землетрясения, ураганы, извержения вулканов. Однако экспериментально доказана чувствительность к сверхнизким колебаниям только для таких крупных животных, как слоны, киты, носороги, гиппопотамы, а также для некоторых представителей членистоногих.

Слоны, киты, носороги и гиппопотамы не только воспринимают инфразвуки, но и сами же их генерируют с целью коммуникации. Физической особенностью сверхнизкочастотных колебаний является их способность распространяться с минимальными изменениями через различные среды (вода, воздух, почва). Поэтому, например, киты воспринимают инфразвуковые сигналы, посланные их соплеменниками, на расстоянии в несколько сот километров. Для животных с такими крупными размерами это свойство имеет принципиальное значение. Являясь потребителями большого количества криля, рыбы или кальмаров, киты быстро опустошают пищевую базу. Большая удаленность друг от друга гарантирует китам рациональное использование пищевых ресурсов. В то же время, благодаря низкочастотному каналу связи животные обеспечивают свои зоосоциальные потребности.

Экспериментально доказано, что слоны применяют ультразвуки для коммуникации друг с другом при размножении. Зачастую самки с молодняком держатся на большом удалении от самцов. Животные издают ультразвуки при помощи органов дыхания, а также за счет мощных ударов ногами по земле. Низкочастотные колебания воздуха и почвы распространяются на десятки километров и воспринимаются особями противоположного пола. Такой канал связи позволяет самцам находить самок в состоянии половой охоты.

Так или иначе, но в экспериментах при выключении рецепторного аппарата подушечек лап у кошек возникают серьезные проблемы с равновесием и локомоциями (рис. 18).

Нарушение чувствительности нервных окончаний подушечек лап путем анестезии приводит к тому, что нарушаются тонкие движения кошки. На рисунке показано, что в условиях эксперимента у кошки

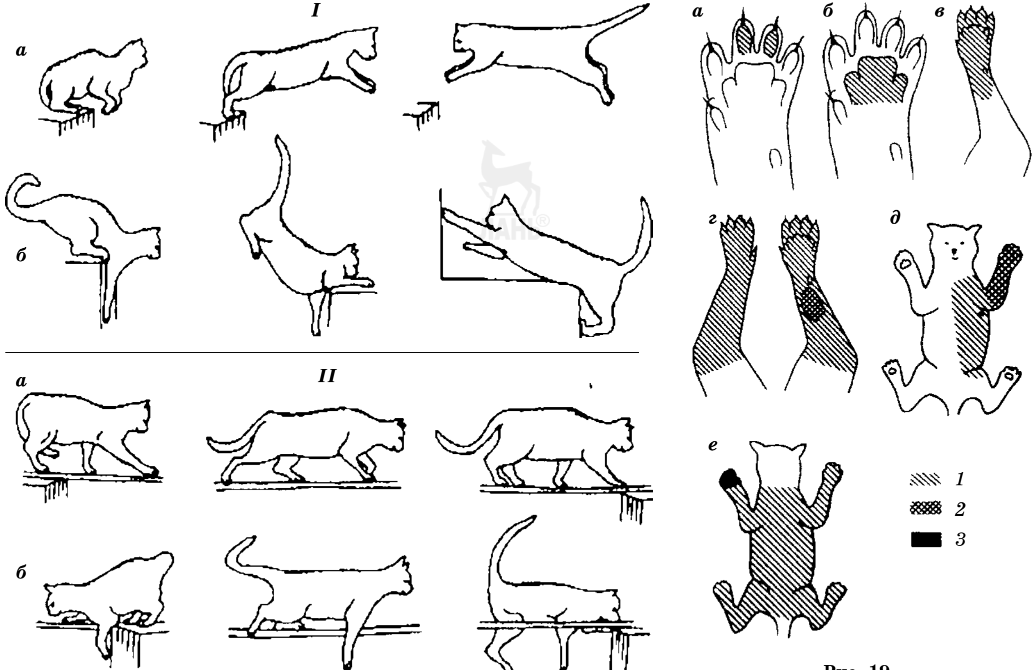


Рис. 18
Роль рецепторного аппарата подушечек лап кошки в организации движений:

I — при прицельном прыжке; *II* — при движении по перекладине; *а* — при нормально работающем рецепторном аппарате; *б* — при выключении рецепторного аппарата.

Рис. 19
Распределение рецептивных полей (тактильных рецепторов) на теле кошки, от которых соматосенсорная кора получает специфическую афферентацию:

1 — легкое касание; *2* — фокус; *3* — торможение.

нарушилась точность прицельного прыжка. Животное не попадает лапами в нужное место и в результате ударяется подбородком о ступеньку.

Новокаинизация подушечек нарушает и чувство равновесия. Кошка испытывает трудности при ходьбе по перекладине. В этом случае высота для нее представляет большую опасность, так как удержаться на перекладине у кошки нет шансов.

Рис. 19 иллюстрирует распределение рецептивных полей, афферентация с которых поступает в первичную сенсомоторную кору больших полушарий мозга, осуществляющую оценку местоположения, очертания и физической структуры поверхности или иных раздражителей. На основе этой оценки в коре формируется чувство позиции и движения конечностей.

Следует обратить внимание на то, что сенсорный поток от рецепторов подушечек пальцев кошки возникает при легком касании. Причем площадь этих полей незначительна (рис. 19*а*, *б*, *в*).

Интересно, что торможение соматосенсорной коры также возникает за счет афферентации с передних конечностей (рис. 19*е*), но только с противоположной (передней) стороны лапы кошки.

На теле имеются так называемые «чулкообразные» (не плоские) поля, которые фокусируют раздражение, возникающее на таких участках. Они имеют сравнительно большие размеры (рис. 19*г*, *д*, *е*).

Таким образом, кошка располагает высокочувствительной тактильной сенсорикой, которая имеет выраженную видотипичную морфофункциональную специфику.

1.7. МАГНИТОРЕЦЕПЦИЯ

Данный вид рецепции в природе распространен среди мигрирующих, кочующих и подземных животных. Наличие у многих животных специальных органов магниторецепции подтверждено исследованиями их морфологии и физиологии. Так, если хорошо обученным почтовым голубям на голову прикрепить небольшие постоянные магниты, то они становятся неспособными найти дорогу домой. Подобным образом вызывают нарушения миграционного поведения у перелетных птиц. Известно, что перелетные птицы, попав в район магнитных аномалий (Бермудский треугольник, Курская, Бразильская аномалии, Юг Англии), сбиваются с пути. По этой же причине киты совершают массовые самоубийства, выскакивая на сушу. Самоубийство китов привязано к одним и тем же местам — магнитным аномалиям Земли.

Мигрирующие животные используют магнитное поле для ориентации в морской пучине. Когда же они оказываются в зоне магнитных аномалий Земли, их штурманские навыки дают сбой и животные теряют ориентацию в пространстве.

На изменения магнитного поля Земли реагируют все без исключения животные организмы, включая человека. Однако чувствительность и механизм восприятия магнитных флуктуаций у разных животных различны. Так, человек, скорее всего, воспринимает изменения магнитного поля непосредственно клетками центральной нервной системы. Следствием этого является ухудшение самочувствия, головные боли, нарушения регуляции вегетативных функций.

Но у некоторых животных, использующих магнитное поле для ориентации в пространстве, имеется специализированный рецепторный аппарат, отвечающий за восприятие напряжения магнитного поля Земли. В составе тела животных обнаружены ткани с выраженными магнитными свойствами[24]. Сюда отнесены некоторые структуры мозга (эпифиз, гипоталамус), материал решетчатой кости, а у некоторых животных дополнительно глазное дно.

Из этих структур выделены особые кристаллы, получившие название «магнетит». Кристаллы с магнитными свойствами заполняют решетку решетчатой кости. Они имеют правильную форму и размеры около 45×38 нм. Они имеют эндогенное происхождение, поскольку обнаруживают не только правильную форму, но и химическую (табл. 4), равно, как и пространственную однородность у всех живых организмов, подвергшихся анализу, — от магнитобактерий до кашалота.

Таблица 4

Примерный химический состав кристаллов магнетита

Вещество	Массовая доля, %
FeO	86–87
MnO	0,2
CaO	0,2
Всего	86,4–87,4

Кристаллы магнетита подобно стрелке компаса меняют свое пространственное положение при изменении магнитного поля. Они взаимодействуют между собой посредством собственных микромагнитных полей. При изменении внешнего магнитного поля отдельные кристаллы в решетчатой кости поворачиваются подобно стрелке компаса, изменяя свое поле. В результате меняется и общее магнитное поле решетчатой кости. От решетки отходят свои нервные волокна. Другими словами, магнитная решетка способна выполнять функцию магниторецептора[25].

С другой стороны, магнитная решетка может быть использована как навигаци-

[24] *Киршвинк Дж. Л., Джонс Д., Мак-Фаден Б.* Биогенный магнетит и магниторецепция. М., 1989.

[25] *Kirschvink J. L., Walker M. M., Diebel C. E.* Magnetite-based magnetoreception // Current Opinion in Neurobiology. 2001. No 11. P. 462–467.

онная карта. Положение отдельного кристалла, напряжение его магнитного поля, как и суммарное напряжение магнитного поля решетки, формируются в процессе онтогенеза в условиях магнитного поля, характерного для данной местности. Когда взрослое животное попадает в незнакомую местность, напряжение магнитного поля решетки меняется, в результате чего животное испытывает дискомфортное состояние, из которого пытается выйти за счет активизации ориентировочно-исследовательского поведения. При продолжительных поисках животное оказывается в условиях, которые ему знакомы (известные ориентиры на местности) и возвращается домой, привязываясь к этим ориентирам. Таково возможное объяснение, казалось бы, невероятных случаев возвращения домой потерявшихся кошек (хоуминг). Пока это только гипотеза, требующая дополнительных комплексных экспериментальных подтверждений.

Удобным объектом при изучении магниторецепции признана домашняя кошка. Однако для проведения экспериментов на кошках от исследователя требуется изобретательность и своеобразное чутье. Дело в том, что заставить кошку делать то, что нужно экспериментатору, но вовсе не нужно самой кошке, чаще всего невозможно. На кошке не работает методика выработки условных рефлексов на положительное подкрепление. В то же время применение методов с отрицательным подкреплением (наказание) вызывает у кошки состояние стресса, в котором от нее трудно чего-либо добиться. Кошка не имеет такой привязанности ни к дому, ни к хозяину, как собака. Поэтому в экспериментальных условиях у кошки не возникает таких мотиваций возвращения домой, как у собак. Хоуминг не является видотипичным признаком кошки, хоть ее и называют «домашней» кошкой. Когда кошек выпускали в незнакомой местности на далеком расстоянии от дома, лишь единицы предпринимали попытки сориентироваться на местности с целью возвращения домой. Подавляющее большинство животных направляли свою ориентировочно-исследовательскую реакцию на поиски нового жилища и ближайших кормовых ресурсов. Тем не менее, существуют и экспериментальные доказательства того, что кошки используют магнитное поле Земли при ориентировании на незнакомой местности.

Шведские исследователи поведения кошек вывозили животных в разных направлениях от дома, используя самолет. Было установлено, что в радиусе до 300 км кошки, попав в незнакомую местность, начинали движение в сторону своего дома, выбирая при этом кратчайший путь. Кошки принимали оптимальное решение лишь тогда, когда в поле их зрения в незнакомой обстановке оставался хотя бы один знакомый им ориентир (вершина горы, башня ретранслятора, заводская труба).

Ученые Кильского университета Германии вывозили несколько домашних кошек из города по специально запутанному маршруту в сельскую местность. На открытом поле заранее строили большой крытый радиальный лабиринт с 24 коридорами, расходящимися от центра в разные стороны под углом 15° друг к другу. Кошек выпускали в центральную часть темного лабиринта, из которого они могли выбраться по любому коридору. В результате большинство кошек выбирали тот коридор, который был направлен в сторону их дома. В условиях данного опыта животные не могли ориентироваться при помощи зрения, обоняния или слуха. Единственным доступным способом ориентации в данной ситуации для них было использование магнитного поля Земли.

Американские этологи, не в полной мере доверяя своим немецким коллегам, решили повторить данный эксперимент. Исследователи несколько изменили условия опыта. Отловив необходимое количество животных в городе, экспериментаторы подвергли кошек общему наркозу,

а затем в состоянии глубокого сна вывезли их по запутанному маршруту в сельскую местность. После того, как кошки вышли из наркотического состояния, их выпустили в крытый лабиринт, аналогичный тому, что использовали немецкие ученые.

Результаты опыта совпали с результатами опыта ученых из Кильского университета. Большинство кошек вернулись домой, выбрав при этом наиболее оптимальное направление движения. Следует заметить, что неверные решения были приняты только молодыми неопытными животными. В целом же количество навигационных ошибок у кошек возрастало по мере удаления от дома начиная с 12-километровой отметки.

Подтверждением того, что именно магниторецепция лежала в основе выбора направления движения кошек в сторону своего дома, послужил другой эксперимент. Кошки с магнитным ошейником выбирали направление движения в темном лабиринте коридоры бессистемно, т. е. методом проб и ошибок. Таким образом, было доказано, что именно магниторецепция определяет успех навигации кошек вдали от дома на незнакомой местности.

Существует достаточно оснований для того, чтобы утверждать, что кошки и другие животные узнают о приближении ненастья, используя механизм электромагнитной сенсорики. За несколько дней до резкого изменения погоды физические приборы фиксируют локальные изменения напряжения магнитного и электрического поля Земли. Эти изменения возникают вследствие перемещения и трения больших воздушных и водных масс в центре зарождения, например, урагана. Изменения электромагнитного поля происходят намного быстрее движения воздушных масс.

Изменения напряжения магнитного поля Земли происходит и перед природными катаклизмами — землетрясениями и извержениями вулканов.

Поэтому животные с высокой электромагнитной чувствительностью узнают об их формировании заранее. Дикие животные при этом могут вести себя двояко: либо прячутся в укрытиях, либо повышают пищедобывающую активность. Так, чайки перед штормом никогда не садятся на воду, даже, если на море штиль. Они располагаются на выступающих из воды скалах или на берегу. Если же чайки садятся на воду во время шторма, то это означает лишь одно — ненастье уходит.

Многие рыбы (например, уклея, язь, сом, угорь) перед бурей повышают свою активность. Уклея собирается у поверхности водоема и жадно набрасывается на падающих в воду комаров, мух и других насекомых, которые перед ненастьем опускаются к земле и поверхности водоемов. Поднимаются к поверхности перед затяжными дождями и сомы. В Японии угрей держат в аквариуме и по их поведению (беспокоются, поднимаются к поверхности) судят о приближении цунами или землетрясения. Эти катаклизмы сопровождаются сильными возмущениями магнитного поля Земли, которые воспринимаются рыбами.

1.8. БОЛЕВАЯ СЕНСОРИКА

Боль рассматривается как интегративная функция организма, мобилизующая все его физиологические системы на защиту от повреждающего фактора. Боль возникает в ответ на действие факторов среды различной модальности: механических, химических и термических. Причинами возникновения боли[26] может быть нарушение целостности покровных оболочек тела и отдельных органов животного или нарушение уровня кислородного дыхания тканей и клеток.

Болевая чувствительность человека и животных привлекает внимание исследователей на протяжении многих веков. Гал-

[26] Физиология: Основы и функциональные системы / Под ред. К. В. Судакова. М., 2000.

лер (XVIII в.) экспериментально доказал, что болевая чувствительность характерна для поверхностных тканей. Внутренние органы не чувствительны к болевым воздействиям. Ученый в опытах на животных проводил прижигание и разрезание внутренних органов во время приема пищи. При этом собаки не изменяли пищевого поведения, что указывало на отсутствие у них болевых ощущений. В то же время болевое раздражение кожи сопровождалось типичными этологическими реакциями.

Сенсорные механизмы боли изучены не до конца. До сих пор специалисты не пришли к единому мнению относительно рецепции болевых раздражителей.

По теории «специфичности» боли восприятие болевых раздражителей ложится на специфические рецепторные образования — *ноцицепторы*. Эти чувствительные нервные элементы возбуждаются при воздействии на них стимулов различной модальности, но обязательно большой силы, т. е. ноцицепторы — это высокопороговые рецепторы, специализирующиеся на восприятии раздражителей, которые или повреждают поверхность тела (органа), или предваряют подобные повреждения (сильный удар, укол, порез, воздействие химически агрессивного вещества, резкое повышение или понижение температуры). По механизму рецепции повреждающего агента и возбуждения болевые рецепторы можно разделить на две категории.

Болевые механоцицепторы возбуждаются вследствие смещения клеточной мембраны и протоплазмы. Другую группу болевых рецепторов представляют *хемоцицепторы*, потенциал действия в которых формируется под влиянием воздействия на них агрессивных химических веществ. Если механоцицепторы располагаются преимущественно на поверхностных оболочках (кожа, поверхность мышц и суставных сумок), то болевые хемоцицепторы находятся внутри органов и в глубоких тканях (глубоких слоях кожи, слизистых, стенках сосудов, протоков, в висцеральных органах).

Л. Н. Смолин подразделяет ноцицепторы по типу возбуждаемого нервного волокна при раздражении кожи или органа на следующие группы:

- ноцицепторы кожи A_Δ-волокон. Эти рецепторы возбуждаются только под воздействием механических раздражителей (удар, укол);
- ноцицепторы эпидермиса С-волокон. Возбуждаются механическими стимулами;
- ноцицепторы кожи с афферентами A_Δ-волокон теплокровных животных, реагирующие на сильные механические раздражители и на незначительное нагревание кожи;
- ноцицепторы мышц с афферентами A_Δ-волокон. Данный тип рецепторов располагается на поверхности мышц и в местах перехода мышц в сухожилия. Рецепторы чувствительны к сильному давлению на мышцу;
- ноцицепторы суставов A_Δ-волокон. Возбуждаются при деформации суставов — сгибании, разгибании и выкручивании.

В основе болевой хеморецепции лежат иные нервные волокна:

- ноцицепторы кожи С-волокон. Обеспечивают термическую рецепцию при понижении температуры кожи теплокровных животных до 15°С;
- ноцицепторы кожи С-волокон, возбуждающиеся в ответ на действие механических стимулов и на сильное повышение температуры кожи;
- подкожные ноцицепторы С-волокон, реципирующие сильное давление на кожу и воздействие химических веществ;
- ноцицепторы мышц С-волокон с рецепцией механических, термических и химических раздражителей;
- ноцицепторы висцеральных органов с локализацией в стенках проходящих в них артериол.

Теория неспецифической боли постулирует рецепцию повреждающих раздражителей свободными нервными окончаниями. Количество свободных нервных окончаний существенно превышает количество других рецепторов кожи. Скажем, в коже человека их в 27 раз больше, чем холодовых рецепторов (колб Краузе), и в 270 раз больше, чем тепловых рецепторов (телец Руффини).

Проводящие пути болевой сенсорной системы устроены сложно. Болевой афферентный поток от ноцицепторов поступает в структуры центральной нервной системы по A_{Δ}- и С-волокнам. Первые представляют собой миелинизированные толстые нервные волокна с высокой скоростью передачи импульса за счет наличия перехватов Ранвье. С-волокна — волокна медленные, поскольку не имеют миелиновой оболочки. A_{Δ}- и С-волокна уходят по дорзальным корешкам в серое вещество верхних рогов спинного мозга.

Далее в составе лемнисковой восходящей системы и по спиноцервикальному восходящему пути болевая афферентация поступает в задне-вентральные ядра таламуса. В таламусе пути болевых афферентных потоков разной модальности расходятся. Здесь же осуществляется фильтрация болевой сенсорики. Ее дальнейшая судьба связывается с гипоталамическими ядрами, а также корой больших полушарий. По аксонам таламических ядер афферентация поступает в сенсомоторную кору (прецентральная извилина). Часть болевой афферентации поступает в гипоталамус.

От ноцицепторов болевая афферентация распространяется и на экстралемнисковую систему, по которой возбуждение попадает в продолговатый мозг (спинобульбарный путь), на ретикулярную формацию (спиноретикулярный путь), в структуры среднего мозга и структуры лимбической системы.

Полагают, что *лемнисковая проекционная система* позволяет не только зафиксировать повреждающий стимул, но и тонко дифференцирует модальность, силу и топографию воздействия болевого раздражителя. В результате возникает острая боль, которая продолжается до тех пор, пока воздействует повреждающий раздражитель. Эта боль не успевает получить эмоциональную окраску.

Экстралемнисковая система с ее диффузной организацией (включает несколько восходящих проводящих путей) обеспечивает ощущение тупой (протопатической) боли, которая развивается медленно и сохраняется длительное время. Вовлечение болевой сенсорики в структуры лимбической системы обеспечивает эмоциональную оценку боли.

Таким образом, различные сенсорные системы животных отслеживают самые различные изменения, происходящие во внешней и внутренней среде. Уровень и сложность развития той или иной сенсорной системы зависит от этологических особенностей вида или популяции животных.

ГЛАВА 2

ЛОКОМОЦИИ КАК ВНЕШНЕЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Среда обитания животных (вода, воздух, почва) не является гомогенной средой на уровне индивидуума. Такие факторы среды, как свет, пища, вода, кислород, зоны температур, половые партнеры, распределяются неравномерно. Поэтому для обеспечения свой жизнедеятельности любой животный организм, от инфузории до представителей высших позвоночных, вынужден периодически изменять положение своего тела в пространстве.

Наиболее яркие поведенческие реакции имеют в своей основе локомоции, т. е. перемещение в пространстве. В результате сокращения мышц и изменения соотношения костей в суставах часть тела или все тело изменяют свое положение. Не все мышечные сокращения имеют своей целью перемещение в пространстве. Но все они без исключения направлены на преодоление окружающего пространства.

Поскольку животные обитают во всех средах (почва, вода, воздух), то и движения животных отличаются большим разнообразием. В водной среде животные плавают, в воздухе — летают. Животные, обитающие в плотной среде — земле, демонстрируют копающую активность. На земле передвижение принимает иной вид: животные ползают, ходят, бегают, прыгают.

Роль локомоций в жизни животных трудно переоценить. Локомоции обеспечивают ориентировочную реакцию (поворот головы, ушей), исследовательское поведение (перемещение в пространстве и обследование окружения при помощи органов чувств). Локомоции составляют основу пищевого поведения (поиск и потребление корма), полового поведения (поиск партнера, половые игры, спаривание) и т. д.

В процессе формирования поведенческого акта на локомоции накладываются секреторные процессы, а также сосудодвигательные реакции.

Движения в животном мире обеспечиваются особыми свойствами мышечной ткани — возбудимостью, проводимостью и сократимостью. Выделяют три вида мышечной ткани: поперечно-полосатую, гладкую и сердечную. Несмотря на то, что перемещение осуществляется в результате активизации опорно-двигательного аппарата, активной частью которого выступают поперечно-полосатые мышцы, сложные поведенческие акты невозможны без участия и других типов мышц — гладких и сердечных.

Работа мышц сопровождается потреблением энергии и кислорода. Поэтому любая локомоция неизбежно вызывает активизацию функции органов дыхания и кровообращения.

Гладкие мышцы не только обслуживают работу опорно-двигательного аппарата в поведенческих актах разной сложности, но и сами выступают основой

некоторых поведенческих проявлений. Велика роль гладкомышечных сокращений в механизме полового акта, акта дефекации, мочеиспускания, родовом процессе и лактации.

Однако ни одно этологическое проявление не может произойти без участия прежде всего поперечно-полосатых (скелетных) мышц. Опорно-двигательный аппарат не остается безучастным даже в развитии таких поведенческих явлений, как отдых и сон. Для отдыха животные предварительно выбирают наиболее комфортное положение (куры — на насесте, свинья — лежа на боку и т. д.). У кошки в состоянии отдыха часть мышц опорно-двигательного аппарата все-таки остается в частично напряженном состоянии. При этом кошка постоянно ориентирует свои ушные раковины в сторону возникающих звуков, держит на весу голову. В состоянии дремоты у животных периодически сокращаются мышцы век. В фазе активного сна наблюдают быстрые вращения глазных яблок, учащение дыхания, подергивание пальцев конечностей и хвоста, вокализацию.

Поэтому, разбирая такой вопрос, как организация индивидуального поведенческого акта, необходимо остановиться прежде всего на работе скелетных мышц у животных.

2.1. МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

События, развивающиеся на микроскопическом (субклеточном) уровне при возбуждении мышцы, выглядят следующим образом. Потенциал действия, возникающий в результате нервной стимуляции на мембране мышечного волокна, в скелетных мышцах по Т-каналам достигает мембран цитоплазматического ретикулума. Мембрана последнего высвобождает ионизированный кальций, который, в свою очередь, активизирует процесс взаимодействия актиновых и миозиновых протофибрилл.

В гладких мышцах, лишенных тубулярной системы, высвобождение Ca^{2+} происходит непосредственно в самой сарколемме. А так как сарколемма напрямую контактирует с актиново-миозиновым комплексом гладких мышц, то активизация сокращения гладких мышц также происходит под влиянием ионизированного кальция.

Интимный механизм взаимодействия актиновых и миозиновых структур до конца не расшифрован. Но ясно, что в присутствии АТФ в поперечно-полосатых мышцах при выбросе Ca^{2+} начинается скольжение относительно друг друга тонких и толстых протофибрилл (рис. 20). Считается, что непосредственной причиной этого движения протофибрилл является активизация акто-миозиновых мостиков, которые либо изменяют угол наклона, либо подвергаются торсионному скручиванию.

Установлена АТФ-азная зависимость конформационных изменений акто-миозиновых мостиков. В отсутствие АТФ эти изменения невозможны, т. е. процесс скольжения протофибрилл не происходит.

Следует подчеркнуть исключительно важную роль ионов кальция в этом процессе, который не только влияет на конформационные изменения акто-миозина, но и является активатором АТФ-азы. Более того, процесс расслабления мышцы также зависим от Ca^{2+}. Актиновые и миозиновые нити не возвращаются в исходное положение до тех пор, пока не произойдет обратное поглощение ионов кальция мембраной цитоплазматического ретикулума или мембраной сарколеммы (в гладких мышцах). Причем это обратное движение

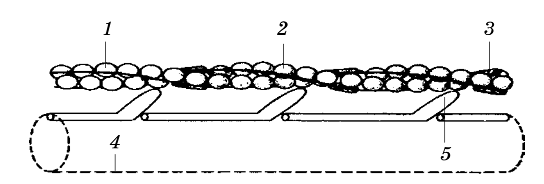


Рис. 20
Модель взаимодействия актиновой и миозиновой нити:

1 — тропомиозин; *2* — актин; *3* — тропонин; *4* — толстый филамент; *5* — головка миозина.

кальция зависит от активности АТФ-азы соответствующего мембранного комплекса. Поэтому не только сокращение, но и расслабление мышцы протекает с затратами энергии.

Эксперименты показали, что АТФ-азную активность проявляет сам белок миозин. Он же при наличии АТФ способен соединяться с актином. Причем АТФ-азная часть миозина активируется актином. Но белок тропонин в составе актиновой нити блокирует эту активность. И только выброс Ca^{2+} снимает тормозящее действие тропонина. Поэтому тропонин-тропомиозиновую систему рассматривают как предохранительный механизм взаимодействия актиновых и миозиновых нитей в состоянии физиологического покоя.

Механизм укорочения гладкомышечного волокна менее понятен. Распространена точка зрения, в соответствии с которой укорочение гладкомышечного волокна есть результат конформационного изменения актомиозинового комплекса. Белок актомиозин выделен из гладких мышц многих животных, включая рыб. По своим свойствам он близок к миозину млекопитающих. Как актиновая, так и миозиновая молекула имеют фибриллярную спиралевидную часть. Активизация актомиозина приводит к изменению конформации молекулы белка с соответствующим изменением его пространственного внутриклеточного положения. Это и приводит к общему укорочению мышечного волокна, так как актомиозиновые структуры морфологически связаны с сарколеммой гладкомышечного волокна.

2.2. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОМЕХАНИКИ ДВИЖЕНИЙ

Сокращения скелетной мускулатуры создают статическое или динамическое напряжение. И в первом, и во втором случае совершается работа по перемещению массы или поддержанию тела в определенном положении. Движение животного является предметом изучения специальной научной дисциплины — биомеханики. Основы биомеханики были заложены Леонардо да Винчи, создавшим атлас строения конечностей и аллюров лошади. Его рисунки настолько точны, что и сегодня могут быть использованы при изучении биомеханики.

Локомоции в водной среде и на суше имеют существенные различия. В водной среде животные, например рыбы, затрачивают энергию мышц на то, чтобы преодолеть сопротивление плотной среды, каковой является вода. Наземные животные обитают в менее плотной среде, которая чаще всего (при скоростях движения до 40–60 км/час), не создает серьезного сопротивления. Основная мышечная работа направляется на противодействие силе притяжения Земли.

2.3. БИОМЕХАНИКА ДВИЖЕНИЯ НА СУШЕ

На суше работа скелетных мышц животных, имеющих конечности, расходуется на преодоление силы гравитации и на поддержание равновесия, т. е. локомоция возможна только в том случае, если центр тяжести тела животного проектируется на площадь опоры.

Для быстро бегающих животных (псовые, лошади, лани, газели) характерно строение тела, позволяющее животному при движении испытывать наименьшее сопротивление воздуха. Голова, шея, туловище не имеют выступающих частей и симметричны в поперечном сечении. У быстро бегающих животных хорошо развиты мышцы шеи: это важно для обеспечения широкого размаха движений и удержания головы как балансира. Собственно кинематику движения обеспечивают задние конечности с хорошо развитой мускулатурой. Сухие передние конечности служат для поддержания тела. Мышцы

сконцентрированы на проксимальных частях костей, к дистальным отделам подходят сухожилия.

У позвоночных животных, располагающих конечностями, локомоции осуществляются с помощью системы рычагов, соединенных при помощи подвижных сочленений — суставов. Скелет животных включает несколько сот костей и обеспечивает несколько степеней свободы (направлений движения).

Если принять во внимание, что теоретически физическое тело совершает поступательное и вращательное движение в трех плоскостях, то общее количество степеней свободы может составить шесть. Однако в условиях земной гравитации суставы животных не могут иметь более трех степеней свободы. Так, у человека нижнечелюстной, плечелопаточный, тазобедренный и пястный суставы имеют три степени свободы. Подвижность одних и тех же суставов у разных видов животных не одинакова. Скажем, у кошки плечевой и тазобедренный суставы имеют три степени свободы, в то время как у лошади эти суставы имеют только две степени свободы. Разнообразное строение суставов обеспечивает видотипичность движений, которые осуществляются у каждого вида животных наиболее эффективно в соответствии с теми задачами, которые при этом преследует животное.

В опорно-двигательном аппарате выделяется три типа рычагов. Одни из них служат для поддержания тела в пространстве, другие — для силовых действий, третьи необходимы для быстрого линейного перемещения (рис. 21).

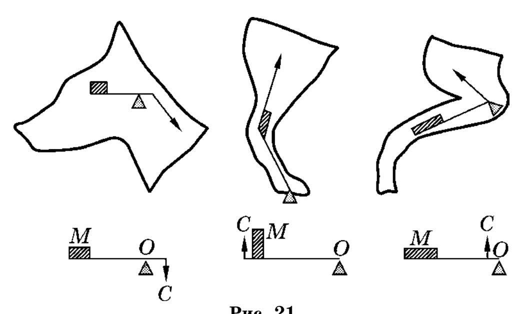


Рис. 21
Основные типы рычагов опорно-двигательного аппарата животных

В *рычагах равновесия* точка опоры находится между точкой приложения вектора силы и массой. Такие рычаги называют рычагами первого рода. Механическая работа нарастает с увеличением плеча силы. Такую картину можно наблюдать в системе мышц и костей тазобедренного сустава, а также верхних шейных мышц и позвонков.

В *рычагах силы* (рычаги второго рода) масса прикладывается между точкой опоры и вектором силы. Приложение силы вызывает движение рычагов в суставе и выполнению механической работы. Так работают фаланги пальцев или скакательный сустав с икроножной мышцей у лошади.

Рычаги скорости (рычаги третьего рода) имеют точку приложения между точкой опоры и массой. Место прикрепления мышцы находится поблизости от точки опоры рычага. Вследствие такой анатомии сустава незначительное сокращение мышцы достаточно для значительного перемещения удаленного конца кости, составляющей рычаг. Наиболее типичным рычагом такого рода можно считать рычаги коленного сустава, а также плече-лопаточное сочленение.

Система рычагов шарнирного типа предназначена для преодоления сил гравитации (поднятия массы) с большой механической эффективностью в процессе движения животного. Характерным для такого сустава является то, что рычаг одним концом закрепляется в точке опоры, а его другой конец связан с грузом. В такой системе рычагов нагрузка распределяется равномерно в продольном направлении. При распрямлении конечности для поддержания тела требуется сравнительно небольшая мышечная сила. Подобным образом работает система коленного сустава.

На примере собаки можно показать некоторые особенности биомеханики дви-

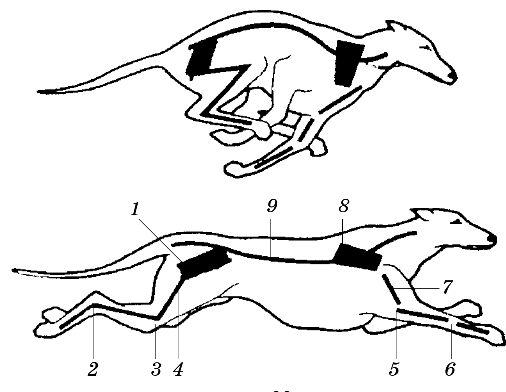


Рис. 22
Основные кости и стати собаки, обеспечивающие линейные локомоции:
1 — таз; *2* — голеностопный сустав; *3* — коленный сустав; *4* — бедро; *5* — локтевой сустав; *6* — лучезапястный сустав; *7* — плечевая кость; *8* — лопатка; *9* — позвоночник.

жения. На рис. 22 представлены основные кости, обеспечивающие линейные локомоции.

Как видно из рисунка, для перемещения в пространстве необходимы не только задние и передние конечности. Не последнюю роль в локомоциях играют лопатка, кости таза, позвоночник. Кроме того, для поддержания тела в состоянии равновесия необходимы балансиры в виде головы и шеи, а также хвоста.

Биомеханика грудных конечностей. Несмотря на то, что грудные конечности у животных не являются толчковыми и выполняют функцию поддержки тела, от их строения зависят скоростные качества, подвижность животных и видотипичность движений. В составе передней конечности обнаруживается несколько рычагов, которые образуют между собой разные углы. Величина этих углов имеет большие пределы вариабельности у разных собак вследствие искусственного отбора, который был проведен селекционерами при создании разных пород.

У быстрых собак (борзые, доберман-пинчер, немецкая овчарка и пр.) угол положения лопатки приближается к 45°. Именно при таком положении лопатка может иметь наибольшую длину и, следовательно, быть местом прикрепления максимально длинных и толстых плечевых мышц. А это, в свою очередь, обещает большую подвижность и силу. Если сопоставить два варианта: положение лопатки под углом в 45° и 60°, то становится понятным, что именно угол в 45° обеспечивает максимальную длину лопаточной кости. В квадрате, где потенциально может расположиться лопаточная кость, самая длинная линия — диагональ квадрата, а она лежит под углом 45°.

Если провести запись бега собаки на цифровую камеру, а затем на компьютере промерить углы выброса передней конечности, то оказывается, что собака не может переступить за точку пересечения с землей, проведенную через лопатку в статичном состоянии (рис. 23).

Очевидно, что при положении лопатки в статичном положении в 45° животное получает максимально возможный шаг. Величина выброса (вымаха) передних конечностей связана с наклоном крупа. Движение получает максимальную эффективность, когда передняя конечность делает наиболее длинный шаг и опускается на землю в момент завершения толчка тазовой конечностью. Если шаг передней конечности короток, а толчок тазовой конечности сравнительно велик, то грудным конечностям приходится выполнять амортизирующую функцию. Вся система рычагов и мышц грудной конечности в этом случае частично

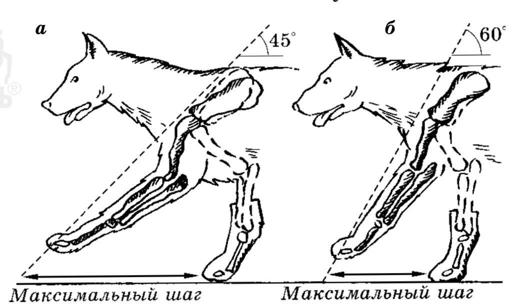


Рис. 23
Длина шага собаки при положении лопаточной кости под различными углами:
а — под углом 45°; *б* — по углом 60°.

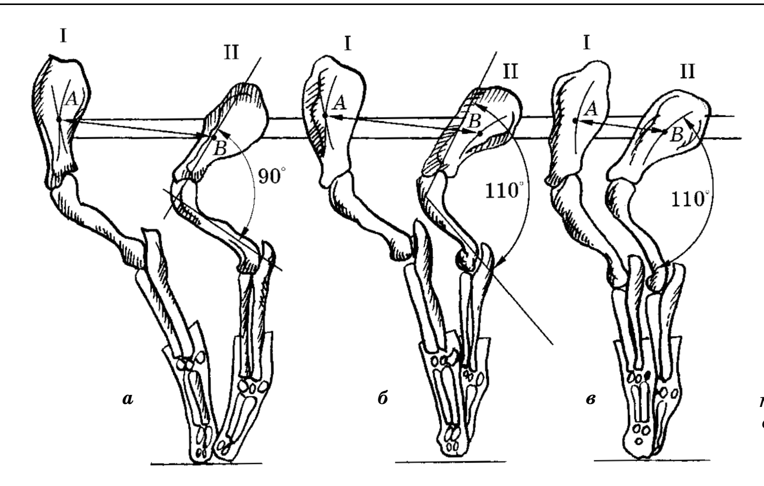


Рис. 24
Работоспособность грудной конечности при различных углах сочленения лопатки и плеча

поглощает энергию толчка тазовой конечности. Такое движение неэффективно с точки зрения скорости и силы и к тому же быстро утомляет мышцы.

Эффективная работа мышц возможна при определенных углах соотношения костей в плече-лопаточном сочленении. Показано, что статичное положение плеча и лопатки под углом 90° обеспечивает максимальную подъемно-толкающую силу грудной конечности (рис. 24).

На рис. 24*а* отрезок *A–B* имеет максимальную длину и получен при статичном положении лопатки под углом в 45° и взаимном расположении плеча и лопатки в 90° (вариант *а*). В этом случае длина лопатки равна длине плечевой кости. Увеличение угла взаиморасположения плеча и лопатки до 110° укорачивает шаг передней конечности, равно как и укорочение плечевой кости (рис. 24*б*, *в*).

Для эффективной работы передней конечности важно и положение пястной кости. Считается, что для собак неквадратного формата (индекс растянутости 105–115) оптимальным углом постановки пястной кости является угол в 25°. У пород квадратных форматов (индекс растянутости 100) пясть стоит более круто — под углом 10–15°.

Не менее важное значение для эффективной работы грудной конечности и движения собаки в целом имеет и постановка костей пясти. Избыточно крутой постав пясти укорачивает шаг, а излишний наклон пясти создает предпосылки для травмирования конечности при больших нагрузках, например прыжках. Оптимальным наклоном пясти относительно вертикальной линии можно считать угол в 25°. В таком положении вертикальная ось, проведенная через точку опоры, пересекает лопатку в ее середине (обозначено крестом). Это очень важно, поскольку подобное соотношение рычагов в составе грудной конечности обеспечивает наиболее эффективную работу всех мышц, приводящих эту конечность в движение.

Работа передних конечностей зависит и от строения грудной клетки животного. Форма грудной клетки — овальная, бочкообразная или клиновидная — предопределяет характер движений лопатки.

Форма и объем грудной клетки, с одной стороны, определяют объем полости, занимаемой легкими и сердцем. Следовательно, чем больше объем грудной клетки, тем лучшей работы органов дыхания и кровообращения можно ожидать. С другой стороны, грудная клетка представляет собой еще и основу для прикрепления лопатки и поэтому влияет на движение грудных конечностей. Измерения лучших представителей разных пород собак свидетельствуют, что физиологически рациональная глубина грудной клетки состав-

ляет 50–55% от высоты собаки в холке. Глубокая грудная клетка овальной формы на поперечном сечении создает не только большой объем, но и формирует плоскость для крепления и свободного скольжения лопатки и плеча.

Бочкообразная грудная клетка предоставляет больший объем для легких, но усложняет движения лопатки. Лопатка, двигаясь по округлой поверхности грудной клетки, выворачивает наружу плечо и локоть. Изменяется траектория движения конечности в целом, и, как следствие, возникают боковые смещения всего тела собаки. Она движется «вразвалочку», что не способствует скоростным качествам и не прибавляет маневренности движениям животного.

Мелкая грудь предполагает наличие у животного легких меньшего объема. Помимо этого, у собак с мелкой грудью локти сближены за счет наклона плечевых костей под корпус, а лапы развернуты наружу. При движении передние конечности переставляются не прямолинейно, а под некоторым углом к направлению движения. Это увеличивает непроизводительные затраты энергии, а в целом делает линейное продвижение животного менее эффективным.

Биомеханика задних конечностей. Задние конечности выполняют функции движителя. Основу задних конечностей составляют самые крупные трубчатые кости, к которым крепятся и самые крупные мышцы большой силы. Задняя конечность соединяется с туловищем более жестко по сравнению с грудной конечностью. Фактической опорой конечности служит таз. Поэтому его расположение относительно позвоночника имеет принципиальное значение. В конечном счете толчковая сила задней конечности передается всему телу именно через таз.

Анализ строения таза у животных с различным уровнем физической работоспособности показывает, что в идеале таз должен располагаться под углом 30° к линии горизонта, а его длина в латеральной проекции должна приближаться к длине лопатки. В таком случае задняя конечность обеспечивает толчок максимально возможной силы (см. рис. 25).

В варианте *а* вектор силы от толчка задней конечности лежит на линии *a–b*. Вектор силы, толкающей тело вперед, находится на уровне тазобедренного сустава. Он полностью совпадает с направлением движения собаки.

В варианте *б* таз расположен более горизонтально. Видно, что такое положение обеспечивает определенный выигрыш. Вектор толчка *a–b* располагается под меньшим углом к горизонтальной линии. Его проекция (вектор *a–c*) несколько увеличивается. Следовательно, в этом варианте можно ожидать выполнения большого объема работы при тех же затратах энергии. Но реально этот вариант взаимного расположения рычагов никаких преимуществ не создает. Выигрыш в толчке нивелируется ограничением выноса конечности вперед. Более того, грудные конечности получают избыточную нагрузку, которую они вынуждены гасить. Следовательно, более сильный толчок задней конечности приводит к непроизводительным затратам энергии и к преждевременному утомлению животного.

При наклоне таза 45° (вариант *в*) вектор толчковой силы тазовой конечности устремлен вверх, отчего его проекция *a–c* становится существенно короче, чем в предыдущих вариантах. Следовательно, усилие, с которым тело собаки продвигается вперед, сокращается. Амплитуда движения задней конечности при сильно скошенном крупе возрастает. Избыточная подвижность при недостаточном толчке тазовых конечностей приводит к тому, что круп собаки смещается в сторону относительно продольной линии тела: появляется то, что у других животных называется собачьим бегом. Эта манера бега является типичной для молодняка многих видов животных из-за того, что у молодняка

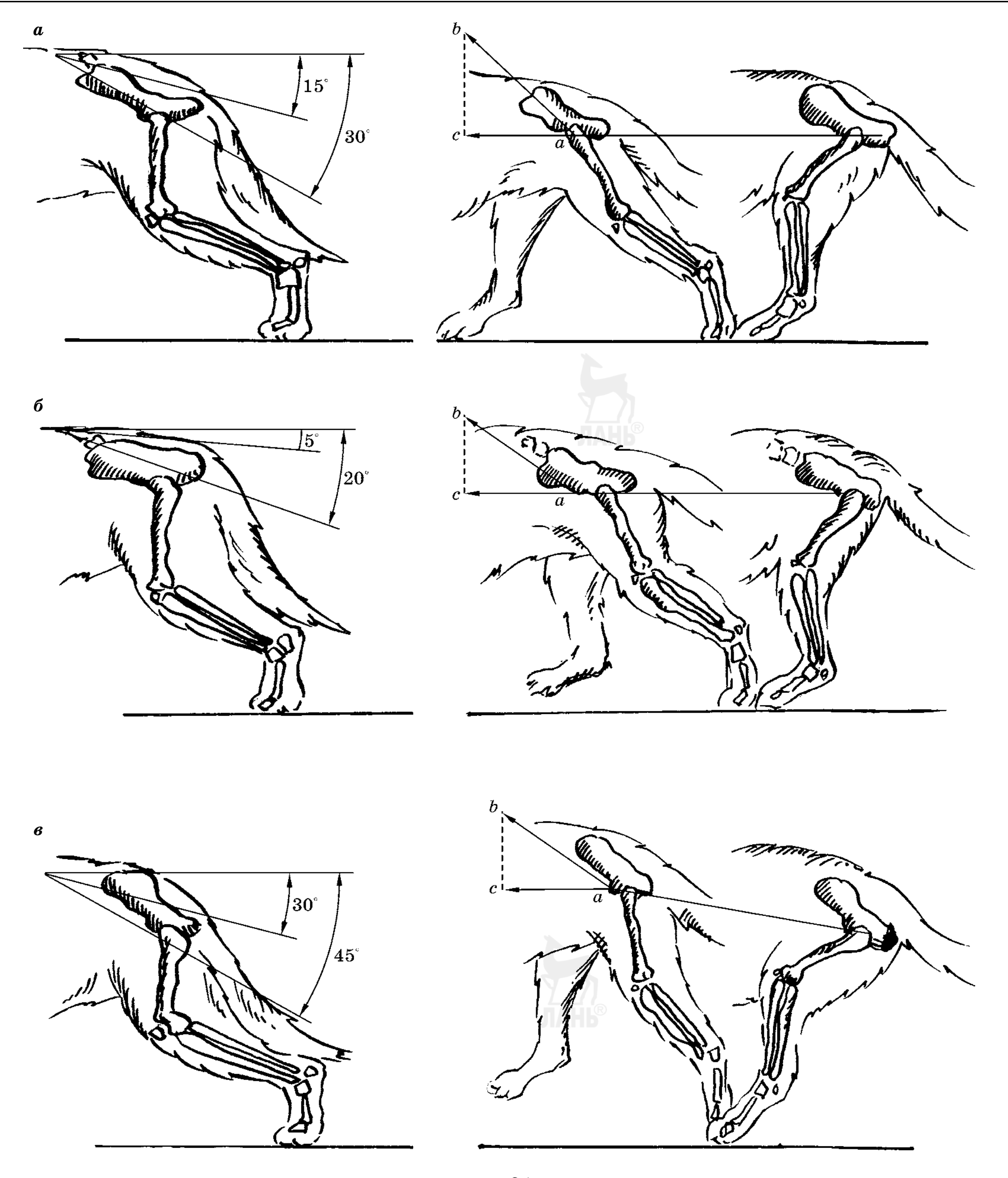


Рис. 25
Зависимость работоспособности задней конечности от положения таза

отмечается временная диспропорция развития опорно-двигательного аппарата. Стараясь преодолеть диспропорцию силы и подвижности задней конечности, собака со скошенным крупом может переключаться на бег иноходью.

Понятно, что ни «собачий бег», ни иноходь не являются оптимальными локомоциями, поскольку сопровождаются дополнительными затратами энергии.

При избыточном наклоне крупа часто имеет место относительно короткая бед-

ренная кость и голень. Из-за этого у животного наблюдается ограниченность в сгибании колена и укорачивается шаг. Удлиненное бедро создает избыточный вынос конечности, который компенсируется выносом крупа в сторону или иноходью.

Удлиненная голень приводит к ослаблению скакательных суставов.

Существенная роль в организации толчка задней конечности принадлежит плюсне. Длина плюсны отражается на скоростных возможностях собаки. У борзых плюсна имеет большую длину. Но большая длина плюсны не всегда желательна. Когда от животного требуется не скорость, а выносливость, предпочтительнее недлинная плюсна. Очевидно, что при большей длине плюсны амплитуда передвижения задней конечности увеличивается, т. е. шаг становится длиннее. Но на его осуществление потребуется большее мышечное усилие.

2.4. ОСНОВНЫЕ ВИДЫ ДВИЖЕНИЙ

Все виды движений, выполняемых животными на суше, можно разделить на два типа:

- поддержание позы (положение в пространстве стоя, сидя или лежа);
- перемещение животного или части его тела в пространстве.

В поддержании позы участвует ограниченная группа мышц, сокращения которых направлены на преодоление силы земного притяжения. Так, в положении лежа животные поддерживают голову (например, жвачные при руминации) за счет сокращения шейных мышц. А лошади могут спать в положении стоя, поскольку незначительное количество мышц, приспособленных к выполнению статической работы, обеспечивают поддержание этой позы (мышцы передней конечности, шеи, спины). Суммарные затраты энергии при сокращении мышц позы невелики. Это позволяет основной массе скелетной мускулатуры действительно отдыхать.

ДВИЖЕНИЕ НА МЕСТЕ

Сюда относятся такие состояния животного, как лежание, стояние, сидение, промежуточные положения тела между лежанием, стоянием и сидением. Кроме того, в эту категорию входят и такие специфические локомоции, как подъем на дыбы лошади (на задние лапы собаки или медведя), садка самца на самку при совокуплении. Движение на месте характерно для всех видов животных. Но наиболее наглядно эти состояния проявляются у лошадей. Поэтому многие авторы при описании локомоций пользуются именно лошадью как модельным животным.

Стояние животных, несмотря на свою кажущуюся простоту, на самом деле является довольно сложным актом, в котором участвуют разные мышцы, работающие в режиме статического напряжения, и нервные центры спинного, продолговатого и среднего мозга.

Пожалуй, только лошадь и близкие к ней виды (осел, зебра, кулан) способны отдыхать и даже впадать в глубокий сон, находясь в положении стоя. Для большинства видов животных стояние сопровождается значительными затратами энергии. Лошадь — исключение. Благодаря особому строению коленного сустава (своеобразный замок) лошадь может расслабить крупные мышцы бедра и крупа и спать стоя. Стоя на трех ногах (передние и одна задняя), лошадь перераспределяет мышечный тонус таким образом, что вектор центра тяжести у нее при этом не уходит за пределы площади опоры в пределах этих трех точек. Периодически животное переваливается с одной задней конечности на другую, разгружая, таким образом, поочередно мышцы правой и левой стороны тела. При возможности лошади отдыхают и в положении лежа.

Лежание. Лошадь ложится на бок. Процесс перехода из состояния стоя в положение лежа представляет собой серию стереотипичных двигательных рефлексов. Прежде чем лечь, лошадь опускает голову,

сгибает спину и одновременно подбирает под себя все четыре конечности. Затем туловище животного резко опускается на землю. При этом голова лошади отводится в сторону, противоположную лежанию, выступая как балансир против избыточного заваливания тела на спину.

Сходным образом ложатся собаки и кошки. Различия заключаются лишь в том, что они это делают плавно, без резкого опускания туловища на землю.

У жвачных животных смена положения лежа и стоя имеет существенные различия в последовательности движений конечностей, головы и шеи (рис. 26).

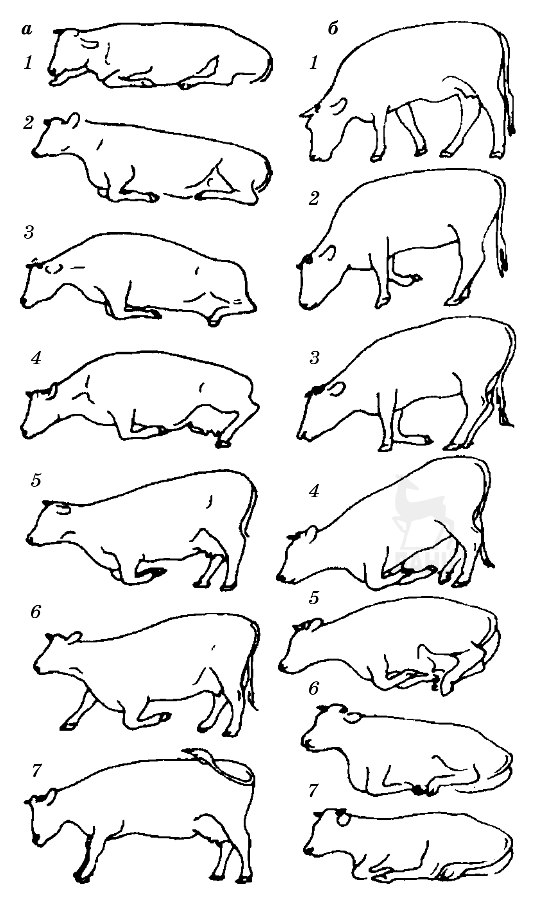


Рис. 26
Процесс перехода из положения лежа в положение стоя (а) и из положения стоя в положение лежа (б) у крупного рогатого скота

Как можно видеть из рисунка, который был сделан на основе кадров киносъемки, жвачные животные при переходе из положения стоя в положение лежа вначале опускают голову и шею, затем подгибают в запястных суставах грудные конечности, опускаются на запястья, выдвигают вперед под живот к грудным конечностям задние конечности и после этого опускают на землю туловище. Лежат жвачные, как и лошади, на боку, чаще в положении 3/4, подобрав под себя конечности. Голову и шею животные при этом держат прямо.

В редких случаях можно видеть, как жвачное животное лежит на боку, положив на землю голову и шею. Такую позицию животные занимают непродолжительное время для глубокого сна. В этом положении животные абсолютно беззащитны. Поэтому в дикой природе такая поза животного — большая редкость. Обыкновенно она свидетельствует о физическом нездоровье животного.

Сходным образом переходят из положения стоя в положение лежа и свиньи.

Лежание на животе свойственно кошкам, собакам, реже свиньям. Однако специалисты в области биомеханики считают, что с точки зрения затрат энергии и эффективности отдыха более оптимальным положением для отдыха является лежание на боку, а не на животе. При лежании на животе у животных напряжено большее число мышц, чем при лежании на боку. К тому же лежание на животе животных с большим объемом брюшной полости (травоядные, хищные после приема пищи) создает чувство дискомфорта вследствие большого давления на внутренние органы.

У кошек и собак лежание на животе имеет две формы. Первая — с подгибанием под себя всех четырех конечностей — характерна для отдыхающего животного. Именно в таком положении кошки предаются дремоте с характерным урчанием. Собакам такая поза дается с большим тру-

дом из-за меньшей по сравнению с кошкой подвижности конечностей. Поэтому собака при этом демонстрирует некое промежуточное положение между лежанием на животе и лежанием на боку в 3/4 с вытянутой шеей и головой. Собака не способна так втягивать шею и голову, как это делают кошки. А держать на весу голову невыгодно, поскольку это сопряжено с напряжением мышц шеи и неизбежно сопровождается дополнительными тратами энергии и развитием утомления.

Другая форма лежания на животе отличается от первой тем, что животное не подгибает под себя грудные конечности. Наиболее типична эта поза у собаки, выполняющей команду «лежать!».

В положении лежа животные отдыхают, затаиваются и выполняют многие элементы груминга, которые в других положениях животным выполнить трудно или даже невозможно без потери равновесия. Так, кошкам разные части тела доступны для вылизывания именно в положении лежа.

Из положения стоя в положение лежа кошка переходит не так, как копытные животные. Она плавно опускается на живот, не совершая ряда промежуточных движений, свойственных копытным животным. При лежании у кошек и собак задние конечности сгруппированы: колено предельно отодвинуто вперед, скакательный сустав согнут и отведен назад, т. е. состояние тазовой конечности напоминает пружину. Поэтому из данного положения животное легко и быстро переходит в положение стоя или совершает бросок вперед. Именно такую позу принимает затаившееся животное, готовое к внезапным активным действиям.

Такой же способ лежания избирает кошка (самка) в состоянии готовности к спариванию, принимая позу, известную как «лондоз».

Вставание рассматривается как непроизвольный рефлекторный процесс, который осуществляется стереотипично, но имеет некоторые видовые особенности. Эта локомоция у копытных начинается с подъема головы.

Затем у животного распрямляются передние конечности и приподнимается передняя часть тела.

Далее голова подается вперед и вниз, вследствие чего рефлекторно повышается тонус мышц крупа и задних конечностей, а центр тяжести тела частично смещается вперед и принимается передними конечностями. Задние конечности подтягиваются под таз, коленный сустав разгибается, отчего поднимается вся задняя часть тела. Завершается процесс тем, что животное становится и на грудные конечности, разгибая их в запястных суставах.

Вставание у кошек и собак — процесс более динамичный. При наблюдении за подъемом кошки (особенно молодой) все выглядит так, будто животное поднимается за одно движение — настолько быстро и легко кошка встает. Описанные выше фазы вставания у кошки можно обнаружить лишь при анализе замедленной видеосъемки ее действий.

Сидение. Эта поза может быть промежуточной между лежанием и стоянием, как это имеет место у лошадей, крупного рогатого скота. У кошек, собак и свиней сидение — самостоятельная поза, занимающая достаточно много времени. Кошки и собаки легко принимают эту позу из положения стоя за счет подгибания тазовых конечностей. При этом сила тяжести от их тела распределяется между передними конечностями, плюснами и тазом, который опущен на землю. У некоторых животных, например кенгуру, при сидении масса тела распределяется на три точки, включая тазовые конечности и мощный хвост.

Сидение с точки зрения энергетических затрат более выгодная поза по сравнению со стоянием. Поэтому животные с подвижными тазовыми конечностями для отдыха часто используют эту позу. Однако полного расслабления скелетной

мускулатуры сидение не обеспечивает. Для сна такая поза непригодна.

Вставание на задние конечности. Такие специфические движения животных, как вставание на задние конечности, также имеет в своей основе безусловнорефлекторную регуляцию.

Фазированность действий лошади при вставании на дыбы заметна невооруженным взглядом. Голова и шея животного резко забрасывается вверх и назад, передние конечности при этом резко разгибаются. Вследствие этих движений центр тяжести лошади смещается назад. Тазовые конечности подводятся под живот, выпрямляются, и передняя часть тела животного оказывается в воздухе.

Устойчивость такой позы у разных видов животных неодинакова. Скажем, лошадь может находиться в такой позе несколько секунд. Медведи и кошки, присев на пятку, могут долгое время сохранять такое положение тела. Легко принимают эту позу различные грызуны — от мышей до бобра. У грызунов сидение на пятках и хвосте можно рассматривать как важное этологическое преимущество. Во-первых, эта поза позволяет животным периодически просматривать и контролировать ближайшее окружение, а также осваивать дополнительные пищевые ниши. Для животных, обитающих в траве, опавшей листве или мусорных завалах, это важная мера безопасности.

Во-вторых, вставание на задние конечности создает предпосылки для развития манипулирования, поскольку освобождает передние конечности.

В простейшем виде этот этологический прием просматривается даже у лошади — животного с мало пригодными для манипулирования передними конечностями. Но лошади активно используют передние конечности в конфликтных ситуациях.

Грызуны, кошки и не только они активно используют позу вставания на задние конечности для добывания пищи.

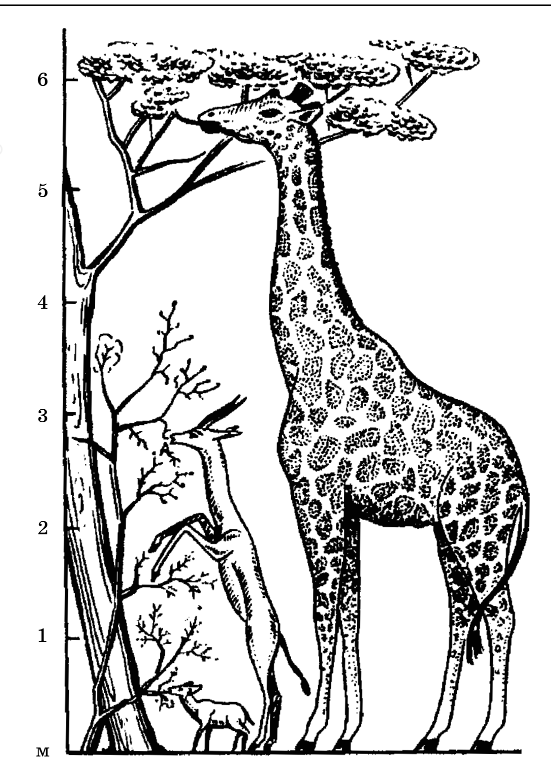


Рис. 27
Вставание на дыбы жирафовой газели (слева направо: дикдик, жирафовая газель и жираф)

В условиях скудной растительности африканских саванн жирафовая газель за счет вставания на дыбы использует растительность, которая недоступна другим животным (рис. 27), т. е. вставание на дыбы позволяет животному использовать дополнительные кормовые ресурсы.

Грызунам, медведям эта поза дается легко из-за особенностей строения тела. Они имеют облегченную переднюю часть тела и объемный живот. Им легко перераспределить центр тяжести в сторону таза. Многие животные используют хвост как балансир-противовес и третью точку опоры при вставании на задние конечности (кенгуру, бобр, нутрия).

Несмотря на похожий алгоритм вставания на дыбы (на задние конечности) разных видов животных, этот вид движений может нести различную этологическую нагрузку: манипулирование передними конеч-

ностями, агрессивные действия и визуальный контроль ближайшего окружения.

При совершении *садки на самку* самец рефлекторно совершает цепь движений, аналогичных вставанию на дыбы. После захвата корпуса самки грудными конечностями (обнимательный рефлекс) у самца происходит перераспределение мышечного напряжения, центр тяжести его тела уходит за пределы площади опоры. Самка принимает на себя массу передней части тела самца.

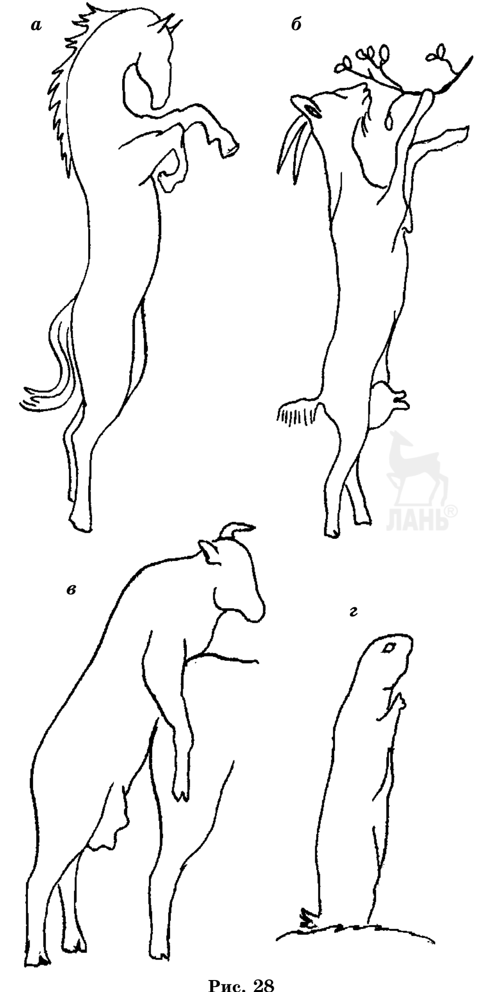


Рис. 28
Стойка на задних конечностях с разным этологическим смыслом:

а — лошадь встала на дыбы для нанесения удара; *б* — коза тянется за кормом; *в* — корова делает садку; *г* — суслик осматривает прилегающую территорию.

Таким образом, стойка на задних конечностях у разных видов животных имеет различное этологическое предназначение (рис. 28).

Отдельно следует упомянуть о такой специфической поведенческой реакции, как *лягание*, характерной для копытных животных. Перед ударом задними конечностями лошадь наклоняет голову и шею к земле. Это приводит к частичному освобождению задних конечностей от нагрузки, поскольку центр тяжести тела животного смещается вперед. Далее за счет мышц-разгибателей бедра круп и тазовые конечности подбрасываются вверх. Параллельно происходит резкое сокращение дорсальных мышц спины и мышц крупа. В результате на некоторое время круп зависает в воздухе, полностью освобождая тазовые конечности от необходимости его поддержки. Получив дополнительную свободу, задние конечности после предварительной группировки резко выпрямляются в воздухе.

Анализ биомеханики удара задом имеет практическое значение для людей, работающих с лошадьми. Важно помнить, что лошадь не может ударить задом, если ей поднять голову вверх. Такой же результат дает и другой прием — сгибание передней конечности в запястном суставе.

Следует учитывать и особенность лягания жвачных животных. Дело в том, что у жвачных тазобедренный сустав более подвижен. Поэтому, например, корова готова ударить как назад, так и вбок.

К категории движений на месте можно отнести и те движения, которые объединяются понятием «груминг», т. е. движения животного, связанные с уходом за телом. Однако груминг объединяет самые разнородные движения животного, провести анализ которых непросто. Эти движения достаточно сложны и включают вылизывание разных частей тела, почесывание передними и задними конечностями, чистку ушных раковин и морды при помощи смоченной слюной передней лапы,

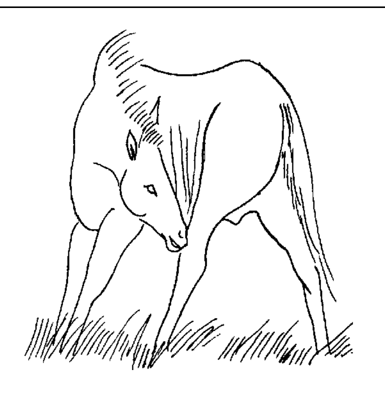
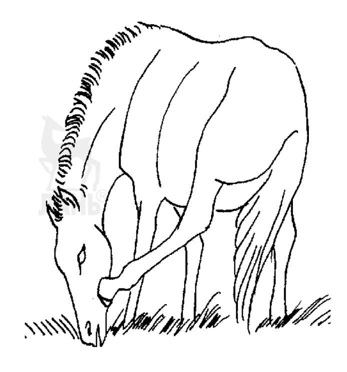



Рис. 29
Элементы груминга у лошади с использованием задней конечности и ротового аппарата

перебирание перьев у птиц, вылавливание паразитов (блох, вшей, клещей и др.). В процессе груминга животное принимает самые различные позы: сидя, лежа, стоя, полулежа (рис. 29).

Груминг включает большее количество движений, а потому разнообразнее и тщательнее выполняется животными с более подвижными конечностями и более гибким позвоночником. Примером такого сложного по набору двигательных компонентов груминга являют домашние кошки.

В природе распространен и взаимный груминг. Однако отдельные элементы груминга выходят за рамки движений на месте (купание птиц в пыли, воде, свиней в грязи и пр.).

К движениям на месте принадлежат и такие поведенческие проявления животных, как дефекация и мочеиспускание.

К категории специальных движений на месте можно отнести и такое явление, как *тепловая одышка*, или гиперпноэ. В этом физиологическом процессе задействуются межреберные дыхательные мышцы, мышцы живота и диафрагма. Тепловая одышка имеет яркое внешнее проявление, которое рассматривается как элемент видотипичного поведения. Одышку можно наблюдать практически у всех видов наземных животных. Однако наиболее ярко тепловая одышка проявляется у представителей семейства псовых и птиц.

Тепловая одышка у собаки проявляется как учащенное дыхание через открытую пасть с вываливающимся из ротовой полости языком. Явление одышки обслуживается большой группой мышц туловища и головы и имеет своей целью удаление из организма избыточной тепловой энергии. Дыхание с большой частотой вдоха и выдоха сопряжено с дополнительными мышечными усилиями, что, в свою очередь, сопровождается дополнительными затратами энергии и тепловой нагрузки. Логика наводит на мысль, что учащенное дыхание и, следовательно, дополнительные мышечные сокращения, не позволяют животному получить выигрыш за счет увеличения теплоотдачи. Разгадка кроется в том, что тепловая одышка не является просто дыханием с высокой частотой. Тепловая одышка имеет особую биомеханику.

При внимательном рассмотрении механизма вдоха и выдоха, составляющих одышку у собаки, обнаруживается, что вдох животное производит преимущественно через нос, а выдох через рот (рис. 30).

По данным разных исследователей, при одышке через нос выдыхается от нуля до 25% воздуха.

Теплообмен в носовых полостях собаки проходит более эффективно в сравнении с ротовой полостью. Со слизистой носовых полостей испаряется большое количество влаги, что и обеспечивает эффективное охлаждение воздуха. Источником воды в носовых полостях собаки служит особая структура — так называемая носовая железа. Впервые она была описана в XVII в. анатомом Н. Стено. Тем не менее функ-

ция этой структуры изучена слабо. Возможно, потому, что она отсутствует у других животных и человека. Кроме того, что она поставляет воду слизистой носа во время тепловой одышки, о ее предназначении ничего не известно.

Однако выдох при одышке осуществляется через рот, а не через нос. В чем здесь смысл? Носовые полости эффективно охлаждают воздух как при вдохе, так и при выдохе. Специальные измерения показали, что температура воздуха, выдыхаемого собакой через нос, составляет 29°С. Температура воздуха, выдыхаемого через рот, составляет 38°С. Следовательно, выдыхаемый через рот воздух выносит из организма собаки больше тепла. Один литр выдыхаемого через нос воздуха уносит 14,9 ккал тепловой энергии, в то время как литр воздуха, выдыхаемого через рот, — 27,7 ккал.

Интересно, что при тепловой одышке собака дышит с постоянной частотой. Если

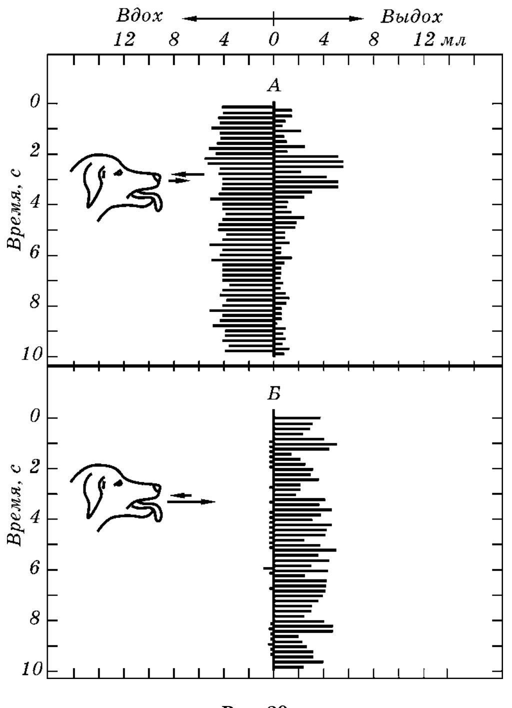


Рис. 30
Движение воздуха через дыхательные пути при тепловой одышке у собаки

в комфортных температурных условиях собака совершает 15–30 дыхательных циклов в минуту, то при тепловой одышке — 300–400. Промежуточных вариантов не бывает. Собака чередует периоды одышки с периодами нормального дыхания.

Высокая частота дыхания теоретически может привести к двум негативным последствиям: дополнительным мышечным энерготратам и гипервентиляции легких с алкалозом (повышение pH крови). Однако при тепловой одышке ни того, ни другого не происходит.

Во-первых, дыхательная система животных обладает упругими свойствами (хрящевые кольца, соединительнотканные и мышечные образования). Поэтому для приведения ее в движение энергия тратится лишь на сдавливание системы. Первоначальное же положение структуры принимают без затрат энергии вследствие своих упругих свойств. Кроме того, верхние дыхательные пути демонстрируют некую автоматию при создании резонансной частоты колебаний (E. Crawford, 1962; 1971). Изменение этой частоты возможно только при дополнительных затратах энергии, что не имеет смысла в ситуации напряженного энергетического баланса.

Во-вторых, тепловая одышка не приводит к гипервентиляции легких и к алкалозу. Высокая частота дыхания при тепловой одышке не затрагивает вентиляцию легких и обмен газов между легочными альвеолами и капиллярами. Движение воздуха происходит по каналам верхних дыхательных путей, а не через легочные альвеолы, т. е. дыхание при одышке имеет поверхностный, неглубокий характер и не выполняет функцию газообмена между легкими и средой. При температурной одышке скорее развивается ацидоз из-за накопления углекислого газа в крови. Поэтому периоды одышки и чередуются с короткими периодами нормального (хотя и учащенного) дыхания.

В опытах на собаках, мелком и крупном рогатом скоте установлены две фазы

в развитии тепловой одышки. На первой фазе имеет место многократное увеличение вентиляции мертвого пространства без существенного влияния на альвеолярный газообмен. При крайне неблагоприятном температурном режиме частота дыхания скачкообразно возрастает, из-за чего в процесс вентиляции частично вовлекается альвеолярная часть легких. В результате гипервентиляции легких возникает респираторный алкалоз.

J. Hales и J. Bligh (1969) в экспериментальных условиях провоцировали тепловую одышку у собак с изменением частоты дыхания с 18 до 340 в минуту. Дальнейшее увеличение тепловой нагрузки на собаку привело к временному повышению частоты дыхания до 410 в минуту, т. е. развитию второй фазы одышки с более высокой частотой дыхания и увеличением объема альвеолярной вентиляции. На второй фазе одышки исследователи регистрировали появление респираторного алкалоза.

У быков вторая фаза одышки начинается после того, как общий объем вентиляции достигает 200 л/мин.

Своеобразно протекает тепловая одышка у птиц. В условиях высоких температур воздуха у птиц развивается два специфических поведенческих акта: «трепетание горла» и собственно тепловая одышка (К. Шмидт-Нильсен, 1976). Под трепетанием горла понимают частые движения тонкого дна ротовой полости и верхней части шеи. Тепловая одышка у птиц — это дыхательные движения, связанные с движением груди и брюха. И в первом, и во втором случае за счет повышения вентиляции и испарения влаги птицы избавляются от избыточного тепла. У голубя при тепловой нагрузке частота дыхательных движений возрастает с 30 до 600 в минуту.

Резонансная частота дыхательной системы у птиц выше, чем у собак. По данным E. Crawford и G. Kampe (1971), у голубя она составляет 564 цикла за одну минуту. Поэтому тепловая одышка у птиц, так же как у млекопитающих, не сопровождается дополнительным образованием тепла в организме.

Не происходит у птиц и избыточного газообмена в легких. Дело в том, что легкие птиц в силу особенностей своего строения не участвуют в газообмене при тепловой одышке. Усиленная вентиляция затрагивает лишь передние и задние воздушные мешки, воздух из которых может поступать по воздухоносным путям в крупные и средние бронхи, минуя парабронхи. У птиц именно на парабронхах расположена легочная паренхима и поэтому только в парабронхах происходит газообмен между кровью и дыхательным воздухом.

Таким образом, тепловая одышка птиц обеспечивает эффективное охлаждение организма в условиях высоких температур. Эту же задачу решает и трепетание горла. У голубей, гусей, уток тепловая одышка синхронизирована и по времени, и по частоте с трепетанием горла. У бакланов и пеликанов частота дыхания и трепетания не совпадают. Для таких птиц, как грифы и воробьи, трепетание горла вообще не характерно. Тепловая одышка у них выступает как единственный инструмент терморегуляции с использованием гипервентиляции.

Загадочным остается тот факт, что у подавляющего большинства птиц большая тепловая нагрузка всегда приводит к развитию тяжелого алкалоза с изменением pH на 0,1–0,3 ед. По данным К. Шмидт-Нильсена (1976), только страус проявляет высокую выносливость к тепловым нагрузкам и устойчивость к алкалозу. При +56°C страус в течение 5 часов демонстрировал тепловую одышку с частотой дыхания 50 циклов в минуту без каких бы то ни было отрицательных последствий. При этом состав выдыхаемого воздуха у птицы близок к составу атмосферного воздуха. Содержание CO_2 в выдыхаемом воздухе составляло менее 1%.

Разновидностью движений на месте можно считать и такое явление, как руминацию у жвачных. В силу особенностей морфологии желудочно-кишечного тракта и особенностей приема корма жвачные вынуждены осуществлять механическую обработку принятого корма в спокойной обстановке в положении стоя или лежа. В процессе руминации происходит отрыгивание небольших количеств химуса из преджелудков, тщательное пережевывание этой порции и вторичное проглатывание измельченной растительной массы. Исследования, выполненные на крупном рогатом скоте, показали, что за сутки взрослые животные затрачивают от 7 до 9 часов на жвачку в зависимости от состава рациона. Это специфическое поведенческое проявление используется учеными в качестве системообразующего признака классификации животных. В группу жвачных попадают представители ряда родственных и генетически отдаленных видов: крупный рогатый скот, овцы, козы, верблюды, олени, лани, жирафы и некоторые другие животные с многокамерным желудком.

ЛИНЕЙНЫЕ ЛОКОМОЦИИ

У лошади и собаки поступательные движения (линейные локомоции) принято называть *аллюрами*. В зависимости от скорости перемещения и организации процесса опирания и толчка конечностями выделяют несколько естественных аллюров: шаг, рысь, иноходь и галоп. Эти виды поступательного движения можно наблюдать у большинства животных, опирающихся на четыре конечности — лошадей, верблюдов, оленей, антилоп, собак, кошек и пр. Помимо отмеченных естественных аллюров у специально подготовленных цирковых и спортивных лошадей могут быть выработаны аллюры, которые в природе не встречаются или встречаются исключительно редко. Сюда относятся такие виды движений, как парадный шаг, пассаж, пиаффе, пируэт и др.

Шаг у животных встречается чаще других аллюров. Шаг — это самый медленный аллюр, который предполагает одновременное касание земли тремя конечностями с параллельным зависанием четвертой (рис. 31).

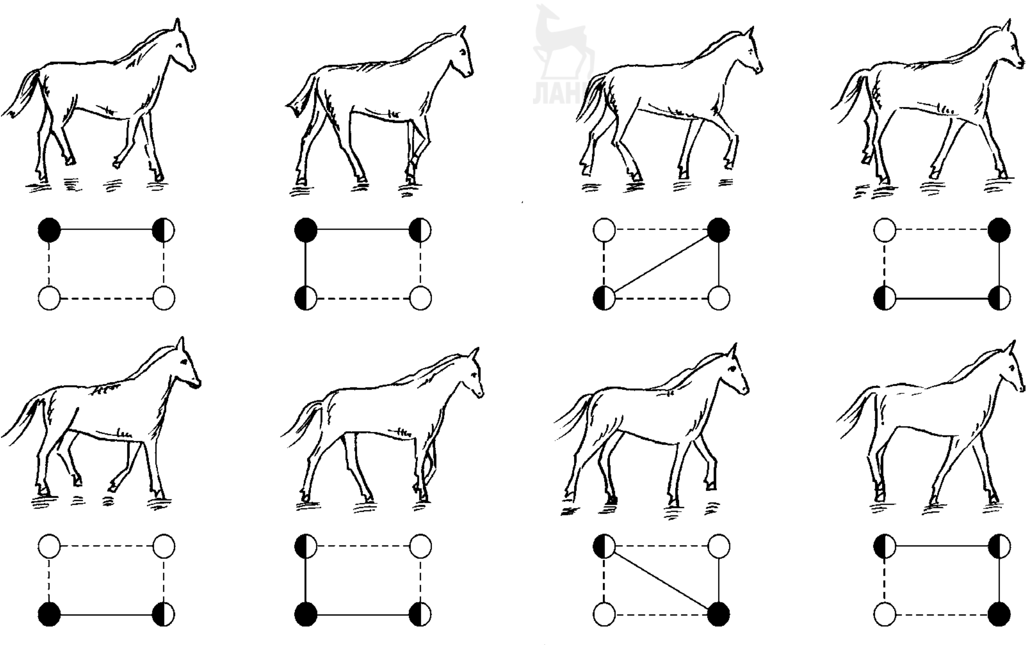


Рис. 31
Симметрично-латеральный шаг лошади

Движения конечностей строго координированы и синхронизированы. Шаг лошади всегда начинается с толчка одной из задних конечностей. При этом происходит смещение вектора центра тяжести тела по ходу движения. Для сохранения равновесия животное выдвигает вперед грудную конечность той же стороны, чем обеспечивает динамическое расширение площади опоры. При касании земли этими конечностями в работу вступает тазовая конечность противоположной стороны, движение которой сопровождает грудная конечность. Таким образом, при шаге в один и тот же момент все конечности находятся в разном состоянии: толчка, отрыва от земли, выноса вперед, опирания о землю.

Организация движения шагом у собаки имеет существенные отличия от шага лошади (рис. 32).

Движение шагом собака начинает, как и лошадь, с толчка тазовой конечностью. Однако для компенсации потери равновесия, в отличие от лошади, собака выдви-

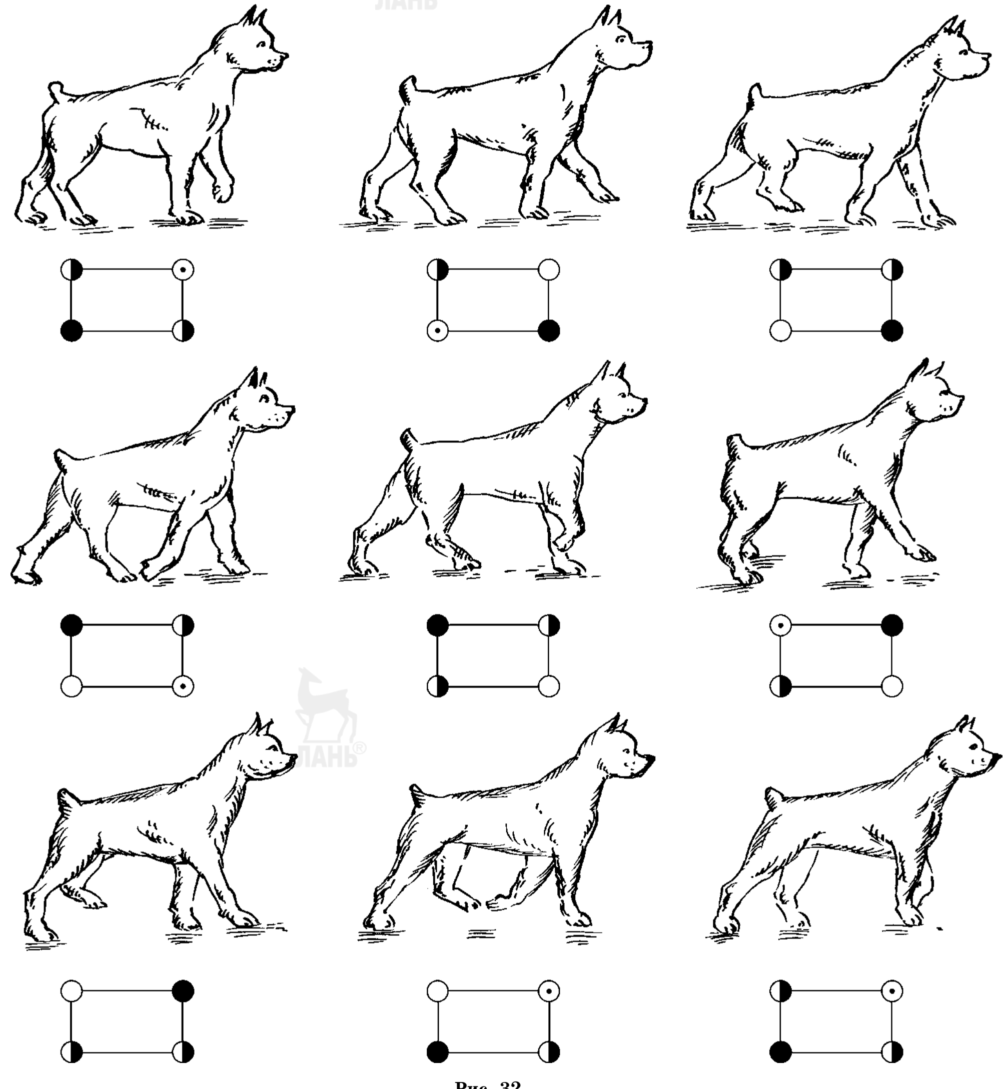


Рис. 32
Симметрично-диагональный шаг собаки

гает вперед грудную конечность противоположной стороны, т. е. последовательность передвижения конечностей при шаге собаки аналогична последовательности перестановки конечностей у лошадей иноходцев при движении иноходью.

При замедлении движения опирание о землю осуществляется сразу тремя конечностями. При ускоренном шаге можно выделить фазу движения, когда животное касается земли двумя конечностями.

Интересно, что шаг обеспечивает продвижение туловища с более или менее постоянной скоростью. Поскольку некоторое время каждая из четырех конечностей остается в контакте с землей, т. е. не перемещается линейно, то в фазе переноса конечность движется со скоростью, превышающей движение туловища в два раза. Скорость движения шагом у лошадей и собак крупных пород составляет 4–8 км/час. Длина шага у лошадей лежит в пределах 0,8–1,2 м, у собак — в 2–3 раза короче. Однако частота шага у лошади в 2–3 раза ниже по сравнению даже с крупной собакой.

Коневоды называют шаг правильным, когда задние конечности накрывают след передних конечностей. Однако при удлиненном шаге тазовые конечности перекрывают след грудных. При коротком шаге задние конечности не доступают до следа передних конечностей.

У крупного рогатого скота и других жвачных последовательность перемещения конечностей в шаге такая же, что и у лошади. Однако техника исполнения шага имеет видовые отличия. Например, у коров перемещение грудной конечности вслед за тазовой происходит быстрее. Продвижение тазовой конечности происходит не по прямой, как у лошади, а по дуге: сначала внутрь, а далее в латеральном направлении. Для крупного рогатого скота, а также таких животных, как верблюд, собака, кошка, характерно сильное дорсально-вентральное смещение лопаточной кости при шаге. Поэтому верховая езда, скажем, на буйволе менее комфортна из-за вертикальных и горизонтальных перемещений седла, чем на лошади.

Рысь. Представляет собой более быстрый аллюр по сравнению с шагом. Скорость движения лошади рысью на порядок выше. При этом и длина шага у крупных спортивных лошадей достигает 6-метровой величины. Однако скорость движения рысью у одной и той же лошади варьирует в широком диапазоне, поскольку рысь может быть замедленной (трот), средней и быстрой.

Для рыси характерно синхронное движение диагональной пары конечностей. При этом равновесное состояние тела удерживает противоположная пара конечностей (см. рис. 33).

Рысь у собак не отличается однородностью движений, в связи с чем специалисты выделяют рысь «бросками», ускоренную рысь и «низкую стелющуюся» рысь.

Рысь бросками характеризуется наличием фазы зависания тела собаки в воздухе без контакта конечностей с землей. Возникает она из-за того, что животное совершает мощный толчок одной из тазовых конечностей, вектор силы которого имеет малый угол с вертикальной линией, т. е. это движение похоже на прыжок. Измерения показали, что расстояние свободного полета собаки составляет величину, примерно равную 1/10 высоты в холке. Эта рысь наименее эффективна как по скорости, так и по затратам энергии на движение. Рысь бросками можно часто наблюдать в игровом поведении молодых собак.

Ускоренная рысь отличается тем, что толчок тазовой конечностью и перемещение диагонально расположенной грудной конечности происходят не одновременно, а с заметной задержкой.

Из-за того, что тазовая толчковая конечность имеет большую амплитуду движения по сравнению с передней, круп собаки поднимается выше холки. Передняя конечность оказывается перегруженной.

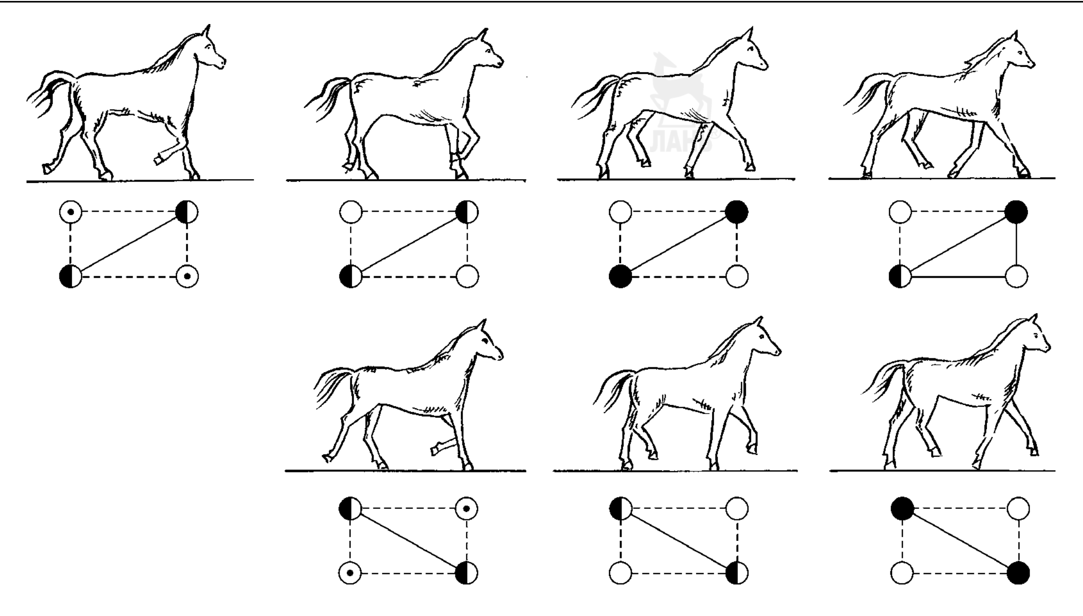


Рис. 33
Циклограмма движения лошади рысью

Некоторое время толчковая конечность поддерживает тело. Данный тип аллюра не является самым быстрым и не может обеспечить максимальной выносливости из-за перегруженности суставов передней конечности и неэффективного распределения энергии толчка тазовых конечностей.

Низкая стелющаяся рысь. Данный аллюр у собаки следует рассматривать как наиболее эффективную локомоцию из всех линейных перемещений. Этот вид рыси является наиболее скоростным и наименее утомительным для животного. Особенность биомеханики этого аллюра заключается в том, что диагонально работающие конечности перемещаются не одновременно, а в определенной последовательности асинхронно. Толчковая задняя конечность ставится след в след передней, когда передняя отрывается от земли. Передняя конечность большее время стадии поддержания занимает вертикальное положение, на что не требуются большие мышечные затраты. Таким образом, передняя конечность не оказывает сопротивления толчковому усилию тазовой конечности, а ее мышцы не испытывают избыточных нагрузок.

Иноходь. Этот вид аллюра не отличается высокой скоростью. Однако среди коневодов есть любители этого аллюра. Бега иноходцев привлекают зрителей своей самобытностью и красотой. Иноходь встречается и у других видов животных, включая собак. Для иноходи характерно одновременное движение передней и задней конечности одноименной стороны (рис. 34).

Когда одна пара конечностей оказывается в воздухе, другая пара обеспечивает толчок и опору массе тела, т. е. в основе иноходи лежат латерально-симметричные движения.

Массу тела попеременно поддерживает то левая, то правая пара конечностей. Перемещение центра тяжести тела в поперечном основному движению направле-

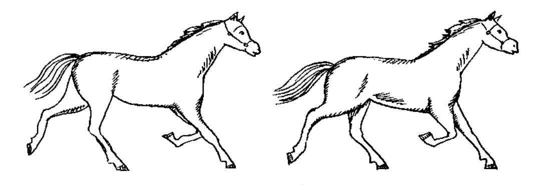


Рис. 34
Латерально-симметричные движения конечностей лошади при иноходи

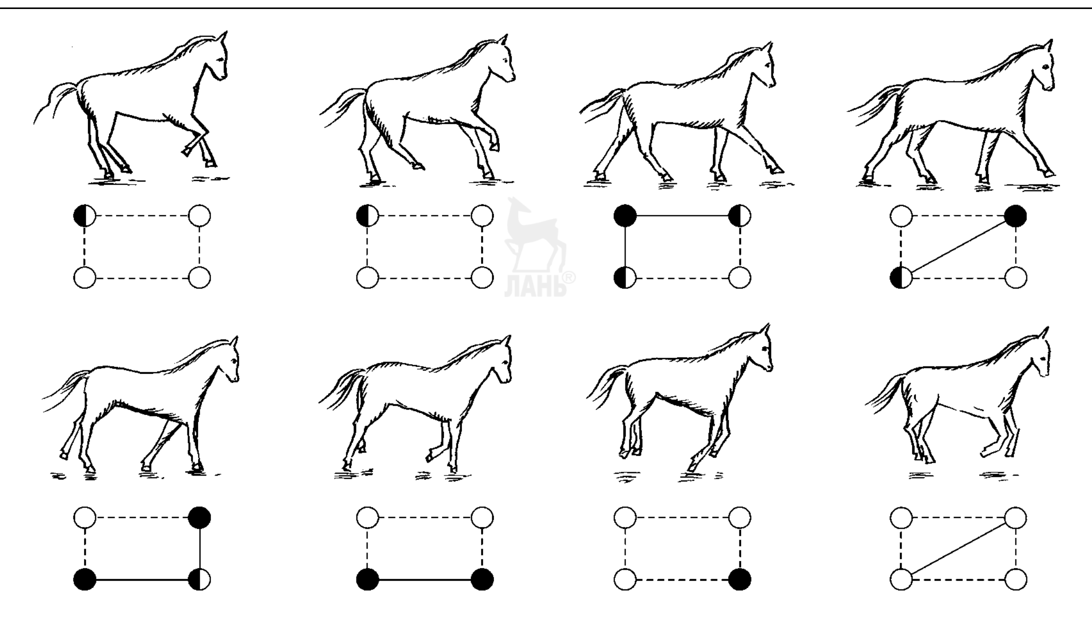


Рис. 35
Циклограмма резвого галопа у лошади

нии приводит к тому, что для удержания равновесия лошадь вынуждена укорачивать шаг. Это не способствует резвому бегу и приводит к преждевременному развитию утомления. Поэтому при прочих равных условиях иноходцы объективно проигрывают рысакам как по резвости, так и по выносливости.

Галоп. Наибольшую скорость линейного передвижения лошадь демонстрирует именно на галопе. По биомеханике это самая рациональная и эффективная локомоция. Скорость движения на галопе у спортивных лошадей достигает 60 км/час. Движение галопом может начинаться как с правой, так и с левой ноги в зависимости от того, какая грудная конечность у данного животного выполняет роль ведущей (рис. 35).

Галоп с левой конечности предполагает опережающий толчок правой тазовой конечностью. Далее в работу почти одновременно включаются противоположные диагональные конечности. Завершается цикл выбросом левой грудной конечности по широкой дуге. Приземляются конечности в том же порядке.

Галоп с правой ноги начинается толчком левой задней конечностью, за которой с небольшой задержкой следует левая грудная. Их сменяют правая тазовая и правая грудная конечность.

Фаза безопорного полета возникает только при резвом галопе и карьере.

Галоп собаки несколько отличается последовательностью вовлечения в работу конечностей[27]. Как и у лошади, у собаки это трехтактный аллюр. Движение может начаться как с передней левой, так и с передней правой конечности. Если вначале земли касается левая передняя, то за ней следует правая передняя конечность. В этой ситуации на грудные конечности ложится не только функция опоры, но и толчка. Грудные конечности осуществляют толчок вперед и вверх. Затем земли касается правая тазовая конечность, и завершает цикл толчком левая задняя конечность.

В случае, когда галоп начинается с правой ноги, последовательность касания конечностями земли такова. Первой касается

[27] *Эллиот Р. П.* Движение собак. СПб., 1994.

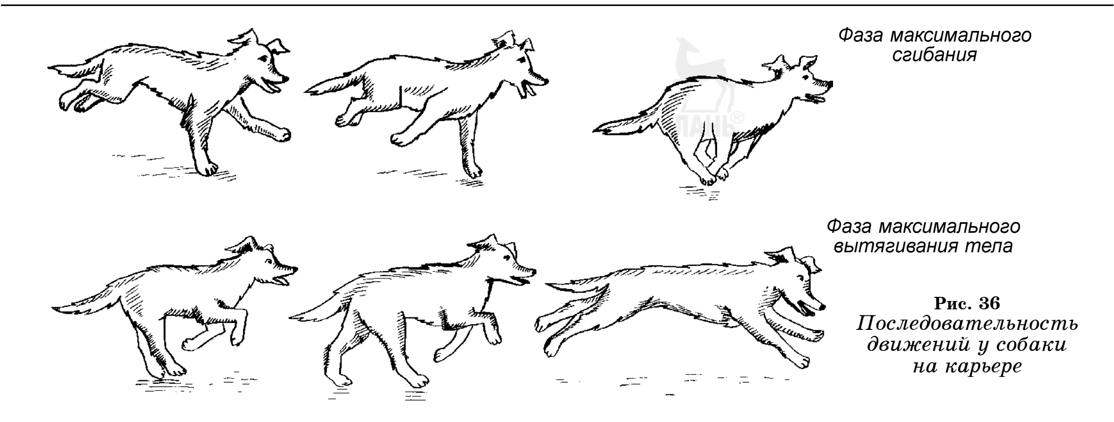


Рис. 36
Последовательность движений у собаки на карьере

земли правая грудная, второй — левая грудная конечность. За ними следуют левая тазовая и правая тазовая конечности. Галоп собаки отличается также тем, что в движении активно участвуют мышцы спины и поясницы, которые обеспечивают сгибание и разгибание позвоночного столба, приводящие к существенному увеличению амплитуды продольного движения задних конечностей.

Карьер. Самый быстрый галоп — карьер — отличается выраженными сгибаниями и разгибаниями спины в области диафрагмальных позвонков. Особенно ярко карьер проявляется у борзых собак, имеющих более гибкий позвоночный столб (рис. 36).

Движения задних конечностей имеют большую амплитуду. В результате в фазе максимального сгибания задние конечности выносятся и оказываются впереди грудных конечностей. Кроме того, этот вид аллюра характеризуется продолжительным свободным полетом в фазе максимального вытягивания тела. Карьер — самый быстрый аллюр. Но он обслуживается большим количеством скелетных мышц, работающих в режиме максимального сокращения, т. е. создавая максимально возможное ускорение, на карьере животные быстро утомляются. Поэтому в естественных условиях животные пользуются им лишь при броске (хищные при броске на жертву) и в играх. У зайца карьер является обычным способом движения. Даже его медленные перемещения (шаг) по механике представляют собой карьер, в котором присутствует вынос задних конечностей за пределы опоры передних.

Наиболее сложным видом движения является *прыжок*. Передвижение прыжками — довольно распространено в природе. Прыгают членистоногие, рыбы, земноводные, птицы и млекопитающие. Морфологически наиболее приспособлены к прыжку членистоногие. В этом отношении с такими животными, как блохи или кузнечики, едва ли кто может конкурировать. У этих мелких животных имеются морфологические адаптации, которые от-

Таблица 5

Характеристика прыжка человека и насекомых

Показатель	Блоха	Жук-щелкунчик	Саранча	Человек
Масса тела	0,49 мг	40 мг	3 г	70 кг
Высота прыжка, см	20	30	59	60
Скорость при отрыве, см/с	190	240	340	343
Ускорение относительно ускорения силы тяжести, *g*	245	382	15	1,5

сутствуют у более крупных животных. Сравнить эффективность прыжка насекомых и человека позволяет таблица 5.

У блохи время отрыва от поверхности при прыжке составляет 1 мс. Среднее ускорение во время отрыва блохи составляет 2000 м/с^2. Ускорение блохи в десятки раз превышает ускорение космического корабля. Такое ускорение мышцы создать не способны в принципе. Выдающийся прыжок блохе позволяет сделать особый материал — белок резилин, упругие свойства которого напоминают упругость каучука. При помощи медленных мышц блоха сжимает резилиновые структуры в основании задних ног. Конечность насекомого при этом сгибается в сочленениях. В момент прыжка деформирующее давление мышц на резилин снимается. Сочленения конечностей разгибаются с большой скоростью. Блоха выстреливается как из катапульты при минимальных затратах энергии, поскольку конечности блохи выпрямляются не вследствие сокращения мышц, а в силу упругости резилина.

Среди позвоночных отдельные виды и группы животных демонстрируют прыжки, недоступные для подавляющего большинства. Например, лягушки совершают уникальные по длине прыжки. Они за один прыжок преодолевают расстояние, которое в 5–10 раз превышает длину их собственного тела.

Среди млекопитающих недосягаемым по относительной длине прыжка пока остается малый галаго. Это животное из отряда приматов имеет живую массу около 250 г, но с места прыгает на 2,0–2,5 м. Такая результативность прыжка среди млекопитающих пока не имеет внятного научного обоснования. Относительная сила мышц у всех представителей класса млекопитающих примерно одинакова. Поэтому относительно массы тела (или длины тела) прыжки с места у всех млекопитающих различаются не намного. Но у галаго прыжок с места в 3 раза длиннее, чем прыжок с места у среднестатистического человека. Можно предполагать, что галаго имеет уникальную прыгучесть благодаря специализирующимся на прыжке конечностям. У галаго масса мышц, обеспечивающих ускорение, составляет 10% от всей массы тела, что в два раза больше, чем у человека. И все же ученые считают, что за счет морфологических адаптаций прыжковой деятельности можно получить не более 50% преимущества в результативности прыжка. Следовательно, прыжок галаго все еще остается загадочным явлением природы.

Прыжок с использованием только тазовых конечностей в качестве основного аллюра используют некоторые млекопитающие, например кенгуру, тушканчик.

Механика прыжка наилучшим образом изучена у лошади. Специально подготовленная лошадь прыжком с разгона преодолевает барьер высотой до 2 м, не задевая при этом за элементы препятствия. Лошадь совершает прыжок с любого аллюра, но наиболее удобным для подготовки к прыжку является короткий галоп. В циклограмме прыжка можно выделить четыре фазы: разбег, отталкивание, полет и приземление (рис. 37).

При разбеге и подготовке к прыжку лошадь выбирает наиболее удобную дистанцию и положение своих ног *I*. Дистанция до барьера выбирается лошадью рефлекторно и зависит от физических данных

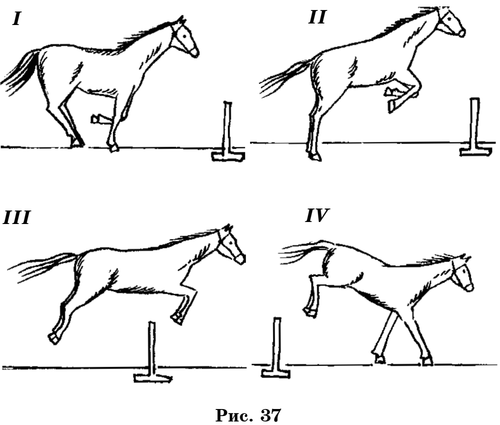


Рис. 37
Фазы прыжка лошади

животного и натренированности. Фаза отталкивания начинается практически одновременным отрывом от земли передних конечностей на высоту, необходимую для преодоления барьера *II*. За счет пружинистых движений этих конечностей передняя часть тела направляется вверх, а приходящийся на этот момент мощный толчок тазовых конечностей обеспечивает отрыв и усиливает поступательное движение тела в фазе полета *III*. Приземление начинается с контакта передних конечностей с землей за барьером на расстоянии чуть больше длины тела животного. Завершается приземление касанием земли тазовыми конечностями (*IV*).

Собаки, уступая лошади по высоте в холке, тем не менее не уступают ей в высоте преодолеваемого препятствия. Даже собаки среднего размера, например натренированный миттельшнауцер, легко перескакивают через сплошной дощатый барьер высотой 2 м. Прыжок собаки без касания барьера не отличается от такового лошади. Однако техника преодоления высокого барьера у собаки несколько иная.

Крупные и физически сильные собаки в полете ударяют по глухому препятствию лапами и перенаправляют вектор движения из горизонтальной плоскости вверх. При хорошем разгоне собака как бы перебегает через высокое препятствие.

Собаки более мелких пород в фазе полета ударяют лапами по вертикальной стене препятствия, цепляются за мельчайшие выступы барьера когтями и фактически заползают на его вершину, откуда уже спрыгивают на землю.

В природе встречается необычный аллюр — аллюр прыжками, по технике исполнения аналогичный карьеру. Он является, вероятно, самым быстрым из всех известных локомоций наземных животных. Прыжками передвигаются легкие газели (например, газель Томпсона), лани, кабарга. Такой тип локомоций можно наблюдать и у зайца. Аллюр прыжками обеспечивает высокую скорость линейного перемещения и дополнительно позволяет животному зрительно контролировать пространство вокруг. Это важно для невысоких животных, обитающих на заросших травой или мелким кустарником ландшафтах.

2.5. ОСОБЕННОСТИ ЛОКОМОЦИЙ В ВОЗДУШНОЙ СРЕДЕ

Воздушная среда имеет как преимущества, так недостатки для организации движения. К преимуществам можно отнести низкую плотность воздуха и, как следствие, низкое сопротивление среды. Атмосфера представляет трехмерное пространство, что также благоприятствует движениям в трех плоскостях. В атмосфере нет таких препятствий, как на земле, в почве или воде. Поэтому летающим животным доступны протяженные прямолинейные перемещения.

Из недостатков можно отметить то, что воздух, имея низкую плотность, создает трудности для опоры при преодолении сил земного притяжения. При отталкивании от менее плотной и легко деформируемой опоры эффективность толчка резко падает. Это проявляется и на земле. Движение по песку или вязкой грязи дается животным с большим трудом, если у них нет специальных адаптаций.

Кроме того, воздушные массы находятся в постоянном движении. В атмосфере происходят как вертикальные, так и горизонтальные перемещения воздушных масс. Поэтому летающим животным приходится прилагать дополнительные усилия для корректировки курса движения. Тот факт, что из описанных 1 млн видов животных 75% способны летать, говорит о том, что полет является чрезвычайно выгодным способом движения. Большинство насекомых, птиц и некоторые млекопитающие адаптировались к движению в воздушной среде. Причем в процессе эволюции все пять классов позвоночных предпринимали попытки ис-

пользовать воздушную среду для движения. В современной фауне активно летающие животные имеют массу от 1 мкг (мелкие насекомые) до 12 кг (птицы).

В процессе эволюции у летающих животных возникли морфофункциональные адаптации, которые облегчают полет. К таким новоприобретениям можно отнести превращения грудных конечностей в крылья, наличие воздухоносных мешков, тонкостенных трубчатых костей, гипертрофированных грудных мышц, приводящих в движение крыло, короткий и легкий желудочно-кишечный тракт, малую массу половых органов птиц и др.

Например, пеликан при живой массе в 11 кг и росте 1,5 м имеет массу костей всего в 650 г! У фрегата, который остается в воздухе круглые сутки, при длине крыла в 2 м скелет имеет массу около 100 г. Его оперение при этом весит в 15–20 раз больше (1,5–2,0 кг).

Высокую степень адаптации к движению в воздушной среде подтверждает чрезвычайно высокая работоспособность и выносливость птиц. При миграциях птицы преодолевают большие расстояния за короткое время. Дикие гуси при осенних и весенних миграциях покрывают расстояния в 2000–3000 км. Кулик желтоногий улит за 6 дней пролетает 3000 км. Пеночка-веснянка из Восточной Сибири на зимовку летает в Африку, покрывая около 6000 км. А полярная крачка летает из Арктики в Антарктиду и проявляет чудеса выносливости. Ее маршрут достигает 14 000 км!

БИОМЕХАНИКА ПОЛЕТА

Птицы. Наиболее важной морфологической адаптацией к воздушной среде следует считать крыло. Крыло — это несущая плоскость (рис. 38), которая формируется маховыми перьями. На пальцах и запястьях находятся 11 маховых перьев 1-го порядка, а на предплечье — 12 маховых перьев 2-го порядка. Основу маховых перьев составляет жесткий стержень, к которому симметрично с двух сторон крепятся бородки, составляющие опахало.

Для того чтобы крыло генерировало подъемную силу, птица должна набрать стартовую скорость. Тогда воздушный поток распределяется относительно плоскости крыла таким образом, что под крылом создается повышенное давление воздуха. Над верхней поверхностью крыла воздух движется быстрее, в результате чего возникает относительное разрежение. Возникает подъемная сила, которой птица манипулирует за счет изменения угла атаки, площади крыла, торможения хвостовыми перьями.

Поддерживается скорость движения в воздухе разными способами. Разные птицы развивают в воздухе различную скорость. Она зависит от размера и формы крыла, способности птицы менять форму крыла в процессе полета, от частоты взмахов крыльями, а также от способности птицы использовать энергию воздушных потоков. Принято выделять несколько типов полета: машущий, планирующий (парящий), зависающий полет.

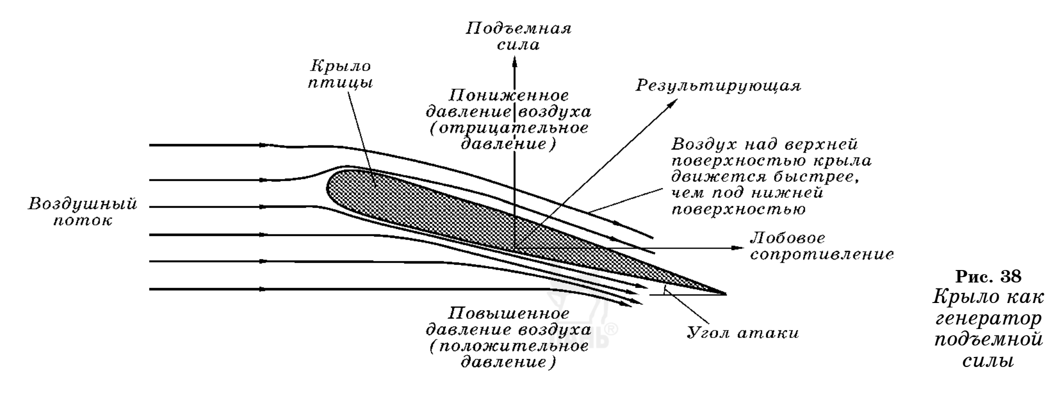


Рис. 38
Крыло как генератор подъемной силы

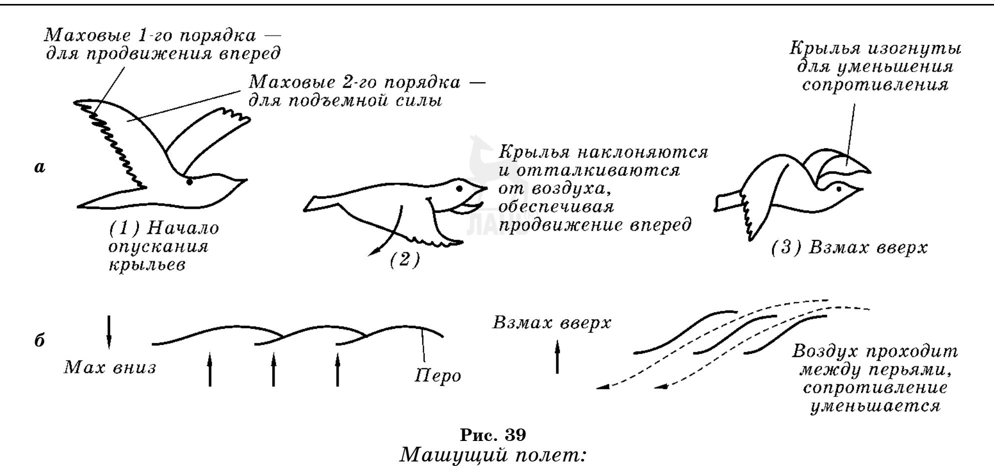


Рис. 39
Машущий полет:
а — работа крыла; *б* — организация воздушного потока за счет оперения крыла.

Машущий полет предполагает наличие у птицы коротких и умеренно широких крыльев и хорошо развитых грудных мышц, как, например, у голубя. Масса грудных мышц которых может достигать 30–40% от массы тела. Частота взмахов крыла у голубя составляет примерно 2 взмаха в 1 секунду, у более крупных птиц она реже. В качестве тормоза птицы используют хвост и частично крылья. Отдельные фазы машущего полета представлены на рис. 39.

В организации полета важную роль играет оперение птицы. Оно придает телу обтекаемость, амортизирует влияние воздушных потоков. При толчке маховые перья смыкаются за счет сцепления крючков и бороздок и формируют относительно жесткую несущую плоскость крыла. При подъеме крыла перья размыкаются, в результате чего сопротивление воздуха резко уменьшается. При посадке птица прекращает махи крыльями, удерживая их под необходимым углом.

В финальной части в качестве тормоза используются рулевые перья хвоста и маховые перья крыла, которые разворачиваются вентральной поверхностью почти перпендикулярно направлению движения.

Планирующий полет. При планирующем полете птицы используют энергию движения воздушных потоков. Птицы имеют большую площадь крыла или за счет длины (фрегат), или за счет длины и ширины (орлы). При планировании птицы крыло принимает максимальную длину и устанавливается в пределах плоскости движения под углом 90° по отношению к продольной оси тела. При планировании птица перемещаются без потери высоты или даже набирают высоту при минимальных затратах энергии. Снижение при парении также возможно без дополнительных затрат энергии за счет нисходящих воздушных потоков.

Такие птицы, как орлы, коршуны, в меньшей мере вороны, при планировании используют энергию восходящих и нисходящих потоков воздуха. Поверхность земли прогревается и остывает неравномерно. Более теплый воздух вытесняется холодным, вследствие чего имеет место вертикальное перемещение воздушных масс. Кроме того, происходят перемещения воздуха и в горизонтальной плоскости. В горной местности горизонтально перемещающиеся воздушные потоки ударяются в преграду (склон горы) и поднимаются вверх.

У морских птиц (альбатросы, фрегаты) полет несколько отличается от планирующего полета птиц, обитающих на суше (рис. 40).

Они имеют длинные и узкие крылья (у фрегата и альбатроса до 4 м) при довольно крупном теле. Птицы пользуются порывами ветра, которые возникают над волнами. Используя встречные потоки воздуха, птицы набирают высоту. Затем они разворачиваются на 180° и на большой скорости планируют по ветру на отогнутых назад крыльях, теряя при этом высоту. Далее следует разворот по широкой дуге с вынесенными вперед крыльями навстречу воздушному потоку. Подобные маневры доступны и сухопутным птицам. Но и альбатрос периодически парит над волнами за счет восходящих от поверхности воды потоков воздуха так же, как это делают сухопутные птицы.

Зависающий полет. Данный тип движений в воздухе представляется наиболее энергоемким. Чтобы оставаться на месте и не потерять высоту, птицы одновременно должны создавать большую подъемную силу и торможением гасить линейное продвижение. В зависающем полете птицы производят махи крылом с большой частотой (порядка 50 взмахов в секунду). У таких птиц (пустельга, колибри) мышцы, приводящие в движение крыло, имеют очень большую массу. Только грудные мышцы могут иметь массу, составляющую 1/3 от всей массы тела. Тяга создается работой легкого и очень подвижного крыла, в составе которого преобладают длинные и относительно жесткие маховые перья 1-го порядка. Маховых перьев 2-го порядка у птиц, пользующихся зависающим полетом, не 12, а всего 6.

Млекопитающие. Локомоции в воздушной среде у млекопитающих — явление редкое. Наиболее приспособлены к полету летучие мыши. Эти животные неуверенно двигаются на земле (точнее, по вертикальным поверхностям деревьев, пещер), но виртуозно перемещаются в воздушном пространстве. Отдельные виды (например, длиннокрыл) развивают в полете на коротких дистанциях скорость до 35–40 км/час.

Летучие мыши, или рукокрылые (Chiroptera), имеют летательную перепонку большой площади. Она представляет собой складку кожи между передними конечностями, туловищем и задними конечностями, а также между пальцами передних конечностей, туловищем и хвостом. Приводят в движение летательную перепонку

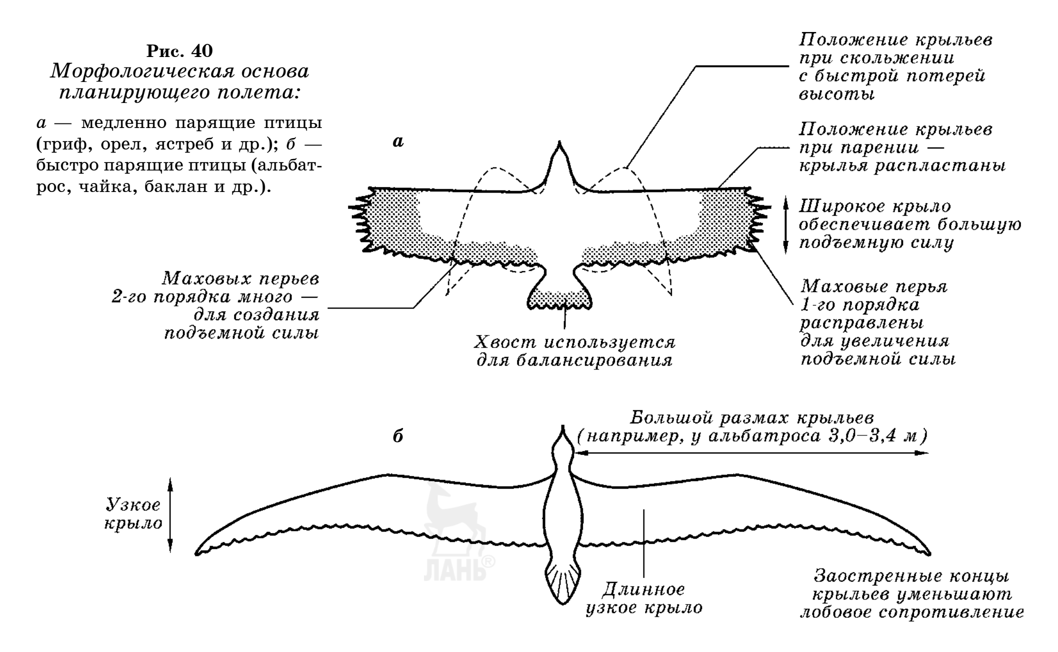


Рис. 40
Морфологическая основа планирующего полета:
а — медленно парящие птицы (гриф, орел, ястреб и др.); *б* — быстро парящие птицы (альбатрос, чайка, баклан и др.).

гипертрофированная грудная мускулатура и передние конечности. Среди летучих мышей в зависимости от строения летательных перепонок выделяют острокрылых, длиннокрылых, ширококрылых и тупокрылых летучих мышей. Биомеханика движений летучих мышей в воздушной среде принципиально не отличается от таковой птиц.

У рукокрылых можно наблюдать те же три типа полета, что и у птиц: машущий, зависающий (порхающий) и планирующий (рис. 41).

Кроме летучих мышей, локомоции в воздушной среде доступны белкам-летягам, обезьянам и некоторым другим мелким животным, ведущим древесный образ жизни. Среди белок, использующих воздушную среду для линейных перемещений, наиболее известны северная летяга и гигантская летяга. Последняя, несмотря на немалые размеры (длина тела 40–50 см, длина хвоста — до 60 см), хоть и не способна летать по-настоящему, тем не менее за счет планирования покрывает расстояния до 500 м. При этом белка перемещается с одного высокого дерева на другое. За счет таких локомоций грызун избегает опасных соседей на земле и меняет кормовые угодья, не спускаясь на землю. От пяток до запястий у летяг вдоль тела тянутся широкие перепонки, которые при прыжке создают несущую плоскость с довольно большой поверхностью.

Северная летяга мельче. Длина ее тела не превышает 25 см, хвоста — 18 см. Однако и эта белка легко перелетает с дерева на дерево с невысокой скоростью порядка 100 м/мин. Несмотря на то что такой полет имеет пассивный характер, тем не менее, он позволяет белкам решать жизненные задачи: уходить от хищников, находить половых партнеров и осваивать новые пищевые ресурсы.

Рыбы. Полет рыб — явление еще более редкое, чем полет млекопитающих. Однако его эффективность может быть сопоставима с полетом птиц.

Рыбы используют грудные плавники для планирования в воздухе. Так, летучие рыбы при испуге за счет броскового движения туловищных мышц, мышц хвостового стебля и интенсивной работы нижней лопастью хвостового плавника выскакивают из воды и пролетают в воздухе расстояния, позволяющие им избавиться от преследователей.

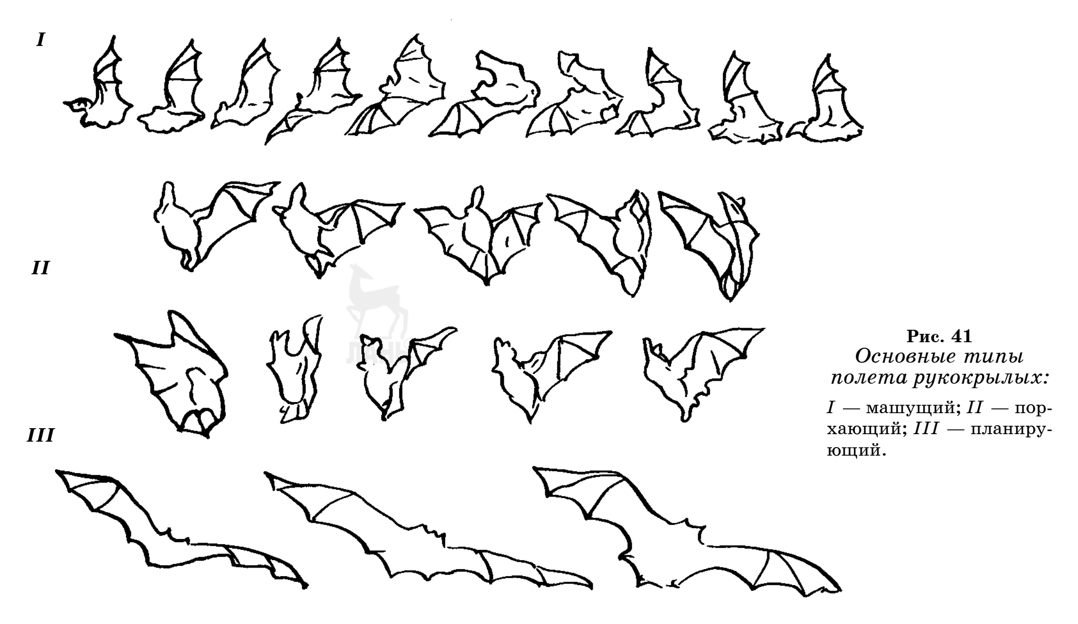


Рис. 41
Основные типы полета рукокрылых:
I — машущий; *II* — порхающий; *III* — планирующий.

На поверхности воды летучая рыба достаточно продолжительно работает хвостом, развивая большую тягу, позволяющую ей преодолеть силу притяжения. Скорость полета этих мелких рыб превышает скорость движения преследователей (тунцы, меч-рыба), а пролетаемые ими расстояния достигают нескольких сот метров.

Другие виды рыб, например пальцекрылы (рис. 42), могут не только парить, но и выполнять сложные маневры в воздухе. Пальцекрыл поднимается к поверхности воды и скользит по ней со скоростью 18 м/с. Такую высокую скорость рыба приобретает благодаря зигзагообразным движениям хвостового плавника с гипертрофированной нижней лопастью.

Скорость полета пальцекрыла сопоставима со скоростью движения современных морских судов и нередко составляет 60–70 км/час. Сильный удар хвоста поднимает рыбку в воздух на высоту 5–7 м. Пальцекрыл пролетает в воздухе до 200 м, используя при этом и воздушние потоки. Рыба способна при необходимости изменить направление полета за счет движений хвостового плавника. У нее также отмечены колебательные движения грудных плавников.

2.6. ОСОБЕННОСТИ ЛОКОМОЦИЙ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

В воде часть энергии мышц расходуется на продвижение вперед, а часть на то, чтобы держаться на плаву. Во втором случае можно говорить о непродуктивных затратах энергии. При этом чем крупнее животное, тем значительнее эти расходы, как в относительном, так и в абсолютном выражении. Поэтому у крупных животных, постоянно обитающих в водной среде, имеются специфические морфофункциональные адаптации, направленные на снижение удельного веса тела и приближение к нейтральной плавучести. Среди таких приспособлений можно выделить:

- наличие полостей, заполненных газом;
- облегчение скелета за счет уменьшения костей и использования более легких структурных материалов;
- накопление в органах и тканях жировых веществ, имеющих более низкий по сравнению с водой удельный вес.

Вода как более плотная по сравнению с воздухом среда оказывает большое сопротивление движению физического тела. Тем не менее отдельные виды позвоночных развивают в водной среде такую же

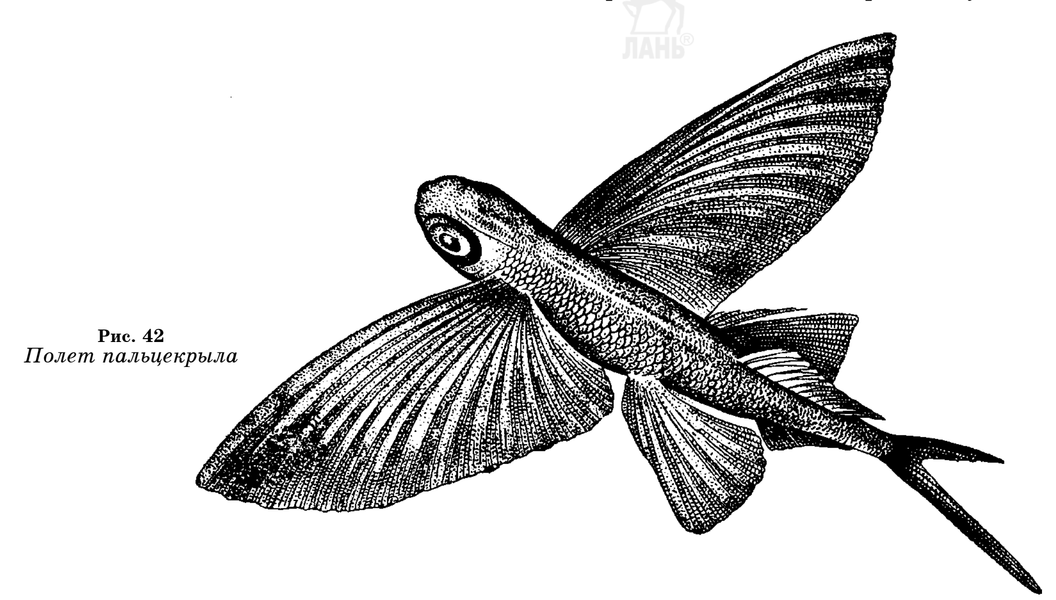


Рис. 42
Полет пальцекрыла

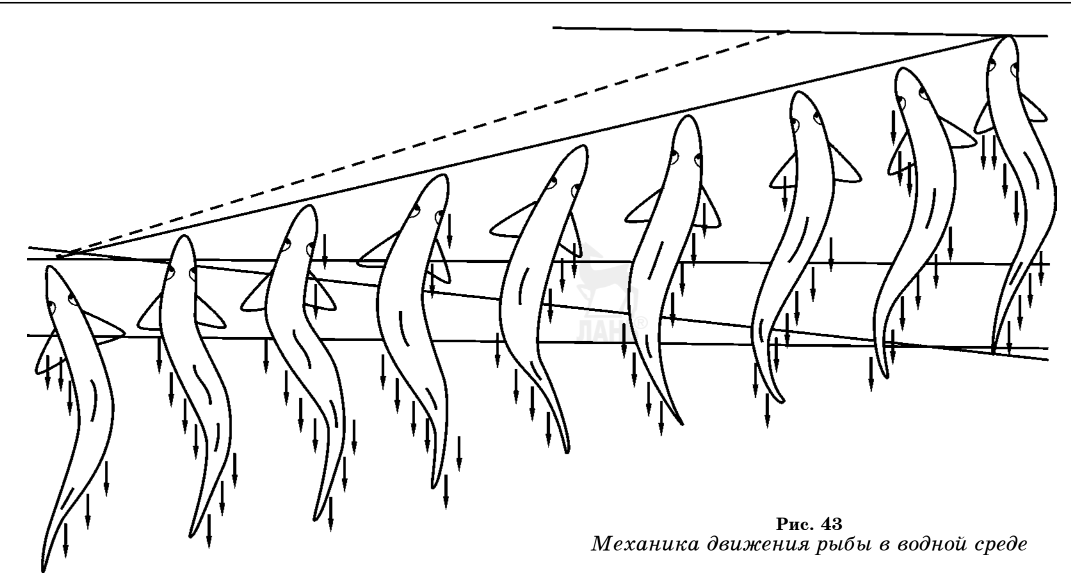


Рис. 43
Механика движения рыбы в водной среде

скорость линейного перемещения, что и наземные животные. Тунец, лосось, акулы развивают крейсерскую скорость в пределах 30–40 км/час. А такие виды, как рыба-меч и голубой марлин, на коротких участках плывут со скоростью свыше 100 км/час[28].

Большого совершенства в технике плавания достигли и вторично-водные животные. Скажем, дельфины часто длительное время передвигаются параллельно морским судам со скоростью 50–60 км/час.

Скоростные водные животные используют для линейного перемещения энергию толчка о воду. Схематично этот процесс можно представить следующим образом (рис. 43).

Быстрые рыбы отталкиваются туловищем, хвостовым стеблем и хвостовым плавником от воды. В результате изгибания и разгибания туловища в горизонтальной плоскости возникает локомоторная волна.

Такой механизм внешней кинематики лежит в основе движения большинства активных рыб. Этот тип движения имеет две разновидности: угревидную и скумбриевидную.

[28] *Иванов А. А.* Физиология рыб. М., 2003.

У рыб с удлиненным телом (угорь, вьюн, мурена) количество изгибов тела может быть больше одного. У рыб с вытянутым телом длина локомоторной волны остается все время постоянной: амплитуда колебаний тела от головы к хвосту не возрастает. Угревидный тип движения обеспечивает невысокие скорости перемещения, но зато дает преимущества в энергетике, поскольку является более экономичным.

Известно, что быстрые пловцы (например, тунцы), развивающие скорость свыше 100 км/час, имеют укороченное торпедообразное тело с хорошо дифференцированным хвостовым плавником. Такая форма тела обеспечивает рыбе минимальное гидродинамическое сопротивление, что существенно при высоких скоростях движения. Особо следует подчеркнуть роль хвостового плавника при скумбриевидном движении. Примерно 40% мощности обеспечивает хвостовой стебель и плавник. Высокий и узкий хвостовой плавник тунцов и скумбрий благоприятствует развитию больших скоростей плавания. Локомоторная волна от головы к хвостовому плавнику возрастает.

Кроме этого, хвостовой плавник обеспечивает рыбе высокую маневренность на большой скорости. Так, карась при помо-

щи хвостового плавника легко совершает поворот на 90° за одно движение хвоста. При удалении хвостового плавника для выполнения этого же маневра рыбе требуется уже несколько взмахов хвоста. У многих рыб хвостовой плавник создает определенную подъемную силу, что важно при их отрицательной плавучести.

Скелетная мускулатура рыб морфологически и функционально разнородна. В ее составе различают *красные* (темные) и *белые* (светлые) *мышцы*. Их некоторые различия представлены в таблице 6.

Красные мышцы по массе уступают белым. Их количество у большинства рыб составляет несколько процентов от массы белой мускулатуры. И лишь у активных пловцов, находящихся в постоянном движении, — тунцов, ставриды, макрели, сельди — доля красной мускулатуры достигает 20%.

Располагается красная мускулатура поверх белой и лежит непосредственно под кожей, в основном в латеральной области хвостового стебля и туловища рыбы.

Лишь у видов, использующих для движения грудные плавники, красная мускулатура локализована в непосредственной близости от плавников и жаберных крышек. У активных пловцов (например, тунца) красные мышцы пронизывают всю толщу белых мышц и доходят до позвоночного столба.

Темный цвет мускулатуре придают железосодержащие белки. В составе мышечных волокон обнаруживается большое количество миоглобина и цитохромов. Кроме того, темная мускулатура имеет обильную васкуляризацию. В состоянии покоя в красных мышцах кровоток в три раза превышает таковой белых мышц, а при возбуждении приток крови к темным мышцам возрастает многократно.

Функционально красная мускулатура обеспечивает медленную, но продолжительную работу. Она медленнее утомляется и быстрее восстанавливается в случае утомления. Именно в такого рода мышечной деятельности испытывают повышенную потребность активные пелагические рыбы (тунцы, макрели), покрывающие за сутки расстояния в сотни километров.

В качестве источника энергии красные мышцы используют жирные кислоты и кетоновые тела, что возможно лишь при наличии кислорода. В красных мышцах мало гликогена и много ферментов, обслуживающих аэробные реакции. Даже в случае предельного напряжения в красных мышцах активно протекают аэробные процессы. Поэтому столь велика потребность красных мышц в кислороде и в них столь развита капиллярная сеть.

Мышечные волокна красной мускулатуры иннервируются медленными нервными волокнами, т. е. волокнами малого диаметра. Это отчасти объясняет причины большого латентного периода красных мышц. Однако на каждом мышечном волокне имеется несколько концевых пластинок, что гарантирует точность исполнения команды из ЦНС.

Таблица 6

Характеристика красных и белых мышц рыб

Красные мышцы	Белые мышцы
Обеспечивают медленные движения рыб	Обеспечивают быстрые движения рыб
Преобладание аэробных процессов	Преобладание анаэробных процессов
Богаты гликогеном	Гликогена в 2 раза меньше, чем в красных мышцах
Функциональные нагрузки влияют на уровень гликогена незначительно	Резкое падение уровня гликогена при быстром плавании
Богаты жиром	Малое количество жира (20% от уровня красных мышц)
Богаты миоглобином	Миоглобин отсутствует

Светлые мышцы у рыб составляют основную массу активной части опорно-двигательного аппарата. В функциональном отношении светлые мышцы отличает более короткий латентный период (по сравнению с темными мышцами), большая скорость сокращения и расслабления. Как для светлых, так и для красных мышц характерны тетанические сокращения, что определено природой электрического импульса, поступающего по аксону мотонейрона, — спайк с частотой 30–50 Гц. Иннервация светлых мышц осуществляется за счет быстрых (миелинизированных) нервных волокон большого диметра. Каждое мышечное волокно у костистых рыб имеет несколько нервно-мышечных синапсов.

Кровоснабжение светлых мышц не такое интенсивное, как красных. В качестве источника энергии светлые мышцы используют глюкозу. Тот факт, что в возбужденных светлых мышцах всегда присутствует молочная кислота, свидетельствует о приоритете гликолиза в процессе мышечного сокращения.

Приверженность светлых мышц к анаэробному использованию энергии глюкозы подчеркивает и высокая активность ферментов анаэробного цикла в светлых мышцах рыб. Известно, что гликолиз — неэффективный путь использования энергии по сравнению с окислительным фосфорилированием. В данном случае природа приносит в жертву энергетическую экономию для получения выигрыша в скорости мышечного сокращения.

Водоплавающие птицы имеют свои особые адаптации к движению в воде и на воде. При плавании на поверхности воды птицы используют преимущества своего облегченного тела. Например, утки и гуси имеют положительную плавучесть и не расходуют энергию мышц на поддержание тела на плаву. Линейные локомоции обеспечиваются у них за счет поочередных гребных движений лап, имеющих плавательные перепонки между пальцами (рис. 44).



Рис. 44
Гребные движения ног утки при плавании на поверхности воды

Утки и гуси развивают довольно высокую скорость на поверхности воды. При толчке птицы расправляют плавательные перепонки между пальцами, чем увеличивают площадь гребной поверхности. При выносе ноги вперед для организации следующего гребного движения ногой плавательные перепонки складываются и уменьшают сопротивление плотной водной среды.

Интересны движения водоплавающих птиц и на суше. Из-за своеобразного строения тела утки предпочитают или сидеть на брюхе, или двигаться вперед. Дело в том, что центр тяжести тела утки несколько смещен вперед. Когда утка стоит, вектор центра тяжести птицы уходит за пределы площади опоры, и птица падает вперед. Это особенно наглядно видно у только что выклюнувшихся утят. Они постоянно падают вперед. Однако по мере развития утята приобретают навыки удержания равновесия (рис. 45).

Для того, чтобы устоять на месте, утка вынуждена вытягиваться вверх. При ходьбе птица ставит одну из своих ног в точку проекции вектора центра тяжести. При этом

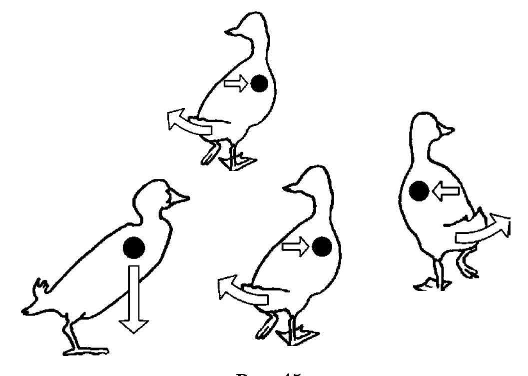


Рис. 45
Механизм удержания равновесия уткой при ходьбе

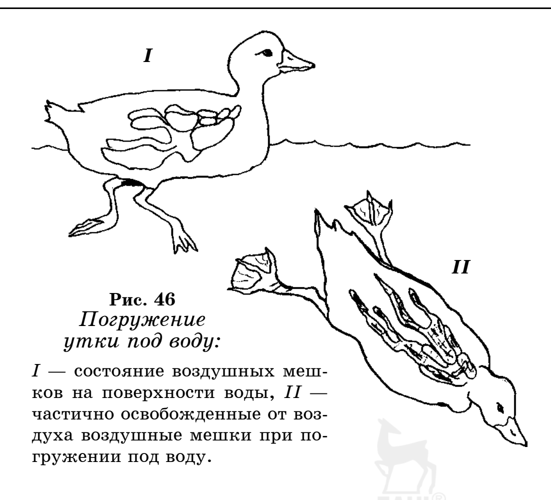


Рис. 46
Погружение утки под воду:
I — состояние воздушных мешков на поверхности воды, *II* — частично освобожденные от воздуха воздушные мешки при погружении под воду.

тело слегка разворачивается в сторону, противоположную перемещаемой конечности. Из-за этого утка идет, переваливаясь с одного бока на другой, и виляет при этом задом.

При полном погружении в воду (при нырянии) водоплавающие птицы испытывают на себе действие выталкивающей силы воды, поскольку удельный вес тела водоплавающих меньше, чем у воды. Однако и эта проблема в природе находит простое решение. При нырянии водоплавающие птицы выпускают воздух из воздушных мешков своего тела (рис. 46).

В зависимости от глубины погружения утка выпускает из воздушных мешков разное количество воздуха. Чем больше воздуха утка выпустит, тем легче ей погружаться под воду и тем большей глубины она может достичь. При нырянии под водой утка, как и большинство водоплавающих, движется за счет гребных движений ног. Реже ныряющие птицы используют крылья для совершения гребных движений в водной среде.

2.7. ОСОБЕННОСТИ ЛОКОМОЦИЙ В ПОЧВЕ

Почва представляет собой еще одну среду обитания, физические свойства которой предполагают специфические адаптации животных, включая локомоции. К жизни в почве приспособились животные немногих систематических групп. Среди них наибольший интерес с точки зрения обсуждаемой проблематики представляют насекомые на разной стадии онтогенетического развития и млекопитающие.

Особенностью почвенных обитателей является то, что при движении они расходуют энергию в большей мере не на преодоление силы земного притяжения, а на роющие действия, которые включают элементы раздвижения почвенных частиц с их последующим уплотнением. Поскольку плотность почвы имеет высокие значения, то затраты энергии на рытье и уплотнение частиц почвы и перемещение в почве достаточно высоки. Чаще всего работа, затрачиваемая животными на локомоции в почве, совершается в условиях гипоксии и гиперкапнии. В почве состав воздуха специфичен. Он содержит меньше кислорода и больше углекислого газа, поскольку процесс почвообразования включает окисление органики и выделение углекислого газа.

Как объект для изучения особенностей локомоций в почве интересна медведка. Это крупное роющее насекомое. Медведка имеет жесткий наружный хитиновый скелет, в силу чего выдерживает большое давление на свое тело. Первая пара конечностей у медведки (на фоне других видов насекомых) имеет гипертрофированное мышечное обеспечение. Этими конечностями насекомое совершает роющие движения. Разрыхленная почва утрамбовывается и вдавливается в стенки образующихся ходов и нор. Скорость движения насекомого в рыхлой почве достигает 1,5–2,0 м/мин при длине тела в 3–5 см.

Медведка под землей совершает специфические движения на месте, которые приводят к возникновению звуковых сигналов в частотном диапазоне 1500–3500 Гц. Так называемая песня является атрибутом только самцов. Интересно, что у каждого из трех видов медведки, встречающихся в Европе, своя специфическая песня. Но биомеханика генерации звука у них

одинакова. Характер песни зависит от размеров и строения передних крыльев самца. Звук возникает в результате трения заднего края левого крыла о зазубренную нижнюю поверхность жилки на правом крыле. У медведок с небольшими крыльями и мелкими зубцами гребня песня тихая, с частотой звукового сигнала около 1500 Гц. При наличии больших крыльев и крупных зубцов в составе гребня самец издает громкие звуки с частотой в районе 3500 Гц.

Для того чтобы усилить сигнал и обеспечить его распространение на большее расстояние, самец медведки роет в земле камеру в форме рога, которая выполняет функцию подземного резонатора. Звуковая камера широким основанием выходит на поверхность земли. При «пении» самец располагается в основании этой камеры головой вниз. Поэтому генерируемый звук распространяется в резонансной камере подобно звуку в граммофонной трубе. Песня самца адресована пролетающим над норкой самкам.

Высокий уровень адаптации к жизни в почве демонстрируют и некоторые виды млекопитающих — грызунов и насекомоядных. Наиболее показательны адаптации крота. Мощными, вывернутыми наружу передними лапами крот, действуя как ложками, разрыхляет почву и отодвигает ее в стороны назад. Через вертикальные ходы (отнорки) животное передней частью тела выдавливает рыхлый грунт на поверхность. Всю свою жизнь крот остается под землей. У него редуцированные глаза, заросшие кожей. Фактически не имея зрения, крот не утратил до конца фоторецепцию. При попадании на него яркого света животное демонстрирует отрицательный фототаксис: мгновенно закапывается в землю.

В рыхлой почве кроты прокладывают неглубокие ходы на уровне 2–5 см под поверхностью земли. В таких условиях животные не делают выбросов грунта на поверхность. Разрыхленную почву животные просто вдавливают в верхний свод хода. В результате на поверхности земли образуется земляной валик, выдающий движение крота.

На открытых пространствах (лесные поляны, луга), где почва по каким-то причинам уплотняется (образуется дернина, пересыхает и цементируется верхний слой), крот роет норы на глубине 10–50 см от поверхности. В этом случае животные не способны поднять разрыхленный грунт. Поэтому избыток земли они вынуждены выдавливать на поверхность через вертикальные отнорки, что приводит к образованию небольших куч рыхлого грунта — кротовин. Закупорив один отнорок плотной пробкой, крот делает другую по маршруту следования. Поэтому направление движения крота под землей определяют по расположению кротовин на поверхности земли. Самки перед родами устраивают выводковую камеру на глубине 1,5–2,0 м. Выдает местоположение гнездовой камеры особенно большая кротовина — высотой до 80 см.

Для кротов характерен своеобразный хоуминг. Исследователи после поимки и кольцевания выпускали кротов на расстоянии порядка 700 м от выводковой камеры. Через некоторое время животные возвращались «домой», т. е. в то место, где были пойманы.

Другое подземное млекопитающее — слепыш — не имеет таких сильных передних лап, как крот. Поэтому биомеханика движения у него другая. Слепыш роет почву крупными, далеко выступающими изо рта резцами, а выбрасывает разрыхленный грунт на поверхность или передней, или задней частью тела.

Таким образом, поведение как реакция адаптации животного на изменение среды обитания имеет в своей основе мышечные сокращения. За счет сокращения скелетной мускулатуры животные передвигаются в водной, воздушной среде, в почве и по суше. Поведенческие реакции животных могут и не сопровождаться ли-

нейным перемещением в пространстве. Так происходит во время отдыха и сна животных, груминга или руминации у жвачных. Биомеханика движений в водной, воздушной среде, а также в почве и на суше имеет существенные различия.

2.8. ЦЕНТРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

Низший уровень регуляции движений составляют сегменты спинного мозга. Как известно, иннервация тела человека и животных имеет сегментарный характер. Наибольшую четкость метамерия имеет у низших позвоночных, например рыб (рис. 47).

Каждый метамер включает в себя узкий участок тела, пару нервов и сегмент спинного мозга. У высших позвоночных в силу усложнения строения опорно-двигательного аппарата и сильного ветвления нервов границы между сегментами тела размываются. Однако влияние мотонейронов спинного мозга на скелетную мускулатуру сохраняет сегментарный характер. Отдельный α-мотонейрон иннервирует строго определенное количество мышечных волокон. Так, у человека на один мотонейрон спинного мозга приходится около 300 мышечных волокон широчайшей мышцы спины. Но один мотонейрон головного мозга, имеющий отношение к сокращению наружных мышц глаза, иннервирует всего 3–4 мышечных волокна.

Кроме α-мотонейронов к мышце подходят и сенсорные γ-мотонейроны. Они связаны с мышечными веретенами. Внутри мышечных веретен обнаруживают два типа чувствительных нервных окончаний — рецепторов растяжения мышцы. Различия между ними заключаются в том, что одни возбуждаются при статических, а другие — при динамических нагрузках на мышцу.

Мотонейроны постоянно находятся в состоянии некоторого напряжения — тонуса. Они генерируют электрические импульсы, которые придают тонус соответствующим мышечным волокнам.

Регуляция позы. В регуляции позы животного участвует большое количество центральных структур. Структуры экстрапирамидальной системы головного мозга (базальные ганглии, ядра среднего мозга и мозжечок) посылают импульсы к γ-мотонейронам нижних рогов спинного мозга, что приводит в возбуждение мышечные веретена. Возбудившиеся мышечные веретена по γ-афферентам возбуждают α-мотонейроны в пределах своего сегмента спинного мозга, а это уже вызывает сокращение мышечных волокон, которое обеспечивает животному определенную позу. Общая

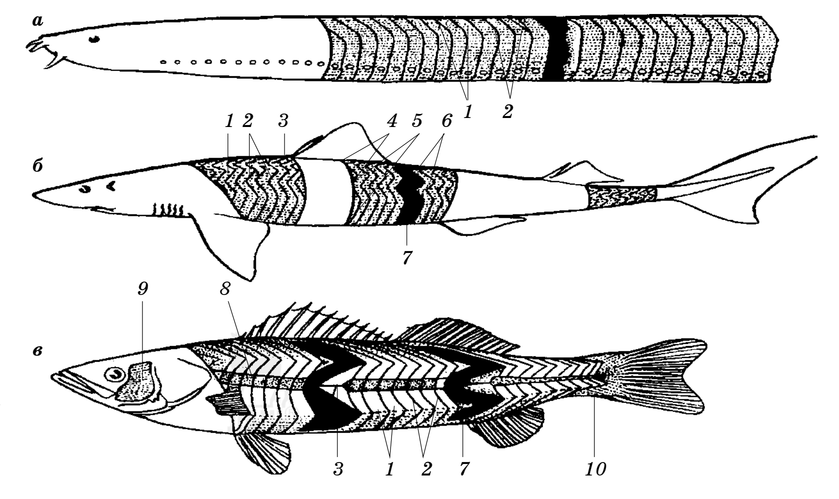


Рис. 47
Метамерия тела рыб:

а — круглоротые; *б* — пластинчатожаберные; *в* — высшие костистые; *1*, *2* — миомеры; *3* — миосепты; *4* — спинная мускулатура; *5* — латеральная мускулатура; *6*, *7* — мышечные конусы; *8*, *9* — красные мышцы; *10* — мускулатура хвостового плавника.

схема регуляции позы приводится на схеме (рис. 48).

Средний мозг посылает команды, которые своим следствием имеют статические реакции животного (позные реакции, сопряженные с положением головы) и статокинетические реакции в виде вращения тела.

Влияние мозжечка на регуляцию позы осуществляется за счет червя мозжечка, который получает афферентацию от мышечных веретен и кожных рецепторов. Эфферентные влияния мозжечка на позу осуществляются через его связи с ретикулярной формацией ствола и красным ядром среднего мозга.

Ретикулярная формация оказывает возбуждающее влияние на мотонейроны спинного мозга.

Базальные ганглии не оказывают прямого влияния на позные реакции животных. Однако полосатое тело, бледный шар и миндалина воздействуют на сенсомоторную кору, таламус, крышу среднего мозга. Следовательно, базальные ганглии влияют на позу животного опосредованно через другие структуры мозга. При электрической или фармакологической стимуляции базальных ганглиев не наблюдают специфических изменений в позе животного. Однако это вызывает возбудимость всех мотонейронов спинного и головного мозга. При повреждении базальных ганглиев нарушается мышечный тонус, развивается тремор мышц головы и конечностей, акинезия.

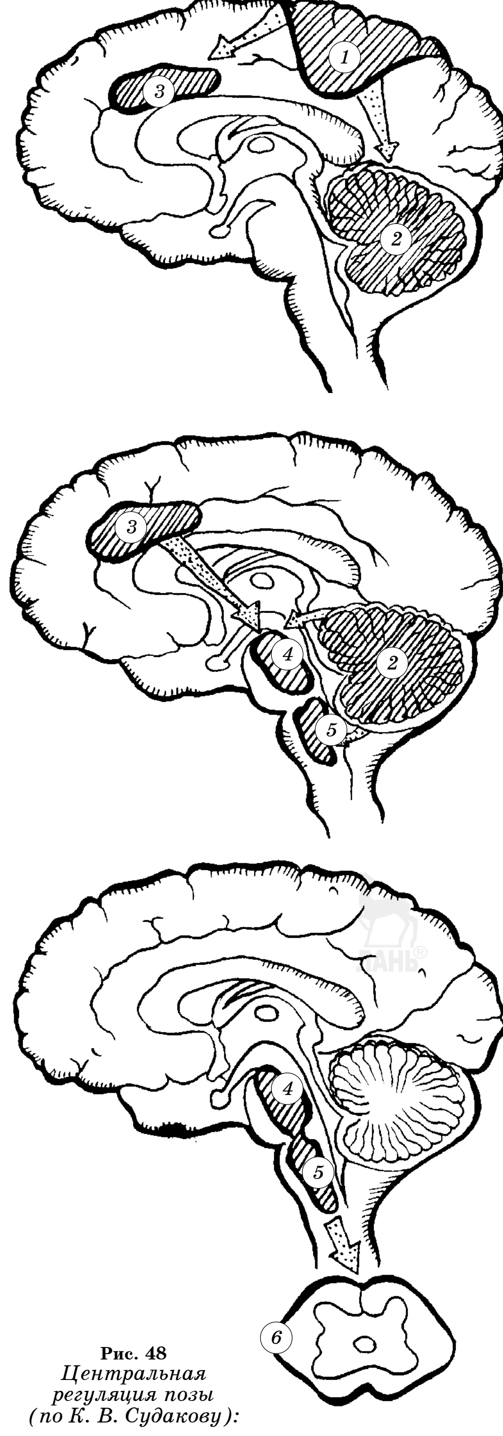


Рис. 48
Центральная регуляция позы (по К. В. Судакову):

1 — ассоциативная кора; *2* — мозжечок; *3* — базальные ядра; *4* — ядра среднего мозга; *5* — ретикулярная формация; *6* — спинной мозг.

Регуляция локомоций. Согласованные движения туловища и конечностей являются результатом возбуждения α- и γ-мотонейронов спинного мозга. Мотонейроны не способны к самостоятельному формированию программных эфферентных команд и являются лишь исполнителями команд, генерируемых в вышестоящих структурах головного мозга.

Сенсомоторная кора мозга животных является главной нервной структурой, формирующей произвольные движения. Ее

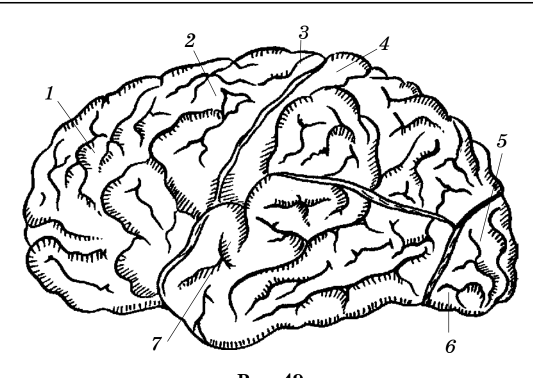


Рис. 49
Топография сенсомоторной коры:
1 — префронтальная зона; *2* — премоторная зона; *3* — моторная зона; *4* — сенсорная зона; *5* — зрительная зона II; *6* — зрительная зона I; *7* — слуховая зона.

рассматривают как блок, в котором происходит программирование, регуляция и контроль исполнения движений. Сенсомоторная кора занимает зоны прецентральной извилины и имеет важную организационную особенность.

У человека сенсорная и моторная области расходятся (рис. 49). У животных они перекрывают друг друга.

Так называемый 5-й эфферентный слой содержит гигантские пирамидные клетки Беца. Кора структурно представлена своеобразными вертикальными колонками клеток, между которыми существуют синаптические связи. В колонках пирамидные клетки занимают центральное положение, и общее их количество в колонке составляет несколько сотен. Площадь поперечного сечения одной колонки около 1 мм.

Вертикальные клеточные ассоциации сенсомоторной коры имеют взаимное проникновение дендритов, что обеспечивает функциональное взаимодействие одной пирамидной клетки с большой группой микроколонок.

Аксоны гигантских пирамидных клеток дают начало пирамидному тракту — кортикоспинальному пути, который соединяет кору и мотонейроны спинного и головного мозга. Электрическое раздражение пирамидных клеток вызывает подергивание мышц противоположной стороны головы, туловища и конечностей.

Пирамидный тракт тесно связан и с экстрапирамидной системой (все структуры головного мозга, имеющие отношение к регуляции движений и не входящие в систему пирамидного тракта). Поэтому регулирующее влияние сенсомоторной коры на локомоции отличается высокой эффективностью.

Удаление прецентральных полей коры приводит к нарушениям локомоций. При этом, чем выше степень развития больших полушарий, тем тяжелее последствия разрушения сенсомоторной коры. Например, у крыс развиваются незначительные нарушения локомоций. Функции сенсомоторной коры у крыс быстро компенсируются другими нервными структурами. У кошки последствия разрушения наблюдаются в течение нескольких месяцев. У обезьян нарушения локомоций столь существенны, что животные вскоре погибают из-за общей физической слабости и выпадения многих жизненно важных поведенческих стереотипов.

С помощью метода электрической стимуляции было установлено, что сенсомоторная кора является лишь проекционной зоной и не может функционировать самостоятельно. Программы действий гигантские пирамидные нейроны получают от вторичной и третичной зон коры, в частности от премоторной коры лобных долей полушарий. В премоторной коре имеет место та же колончатая организация клеток. Однако здесь вертикальная колонка отличается превалирующим развитием верхних слоев. Кроме того, аксоны пирамидных клеток премоторной коры образуют эфференты с различными моторными подкорковыми структурами. Раздражение полей премоторной коры вызывает комплексы сложных движений системно организованного характера. Это указывает на то, что именно премоторная кора является местом хранения законченных программ мышечной активности.

Однако программирование поведения, сравнение полученного результата и коррекция ошибок, допущенных при выполнении двигательных программ, осуществляет другая область коры — ее лобные отделы (третичные, префронтальные зоны коры). Третичные зоны коры возникли на поздних этапах эволюции и характерны для животных со сложно организованной психикой и сложным поведением. Еще И. П. Павлов показал, что удаление лобной коры у собак не влияет на проявление безусловных и простых условных рефлексов. Однако лобноэктомированные собаки становятся неспособными к выполнению сложных многоступенчатых поведенческих реакций. Их поведение составляют разрозненные стереотипные действия.

У человека[29] поражение лобных зон сопровождается расстройством способности к планированию своих действий и возникновению неадекватных реакций на происходящее вокруг. Глубокие двусторонние разрушения лобных долей нарушают речь, умственные способности и в целом всю сознательную деятельность человека.

Базальные ганглии служат аппаратом, в котором происходит формирование команд на начало движения и завершение локомоции. Именно начало и завершение двигательных реакций становятся проблематичными при поражении базальных ганглиев (полосатого тела, скорлупы). Эти структуры участвуют в регуляции сложных стереотипичных медленных движений (ходьба, стояние, сидение, жевание).

Мозжечок обеспечивает координацию сложных движений, программы которых формируются в коре и направляются по пирамидному и экстрапирамидному трактам. Мозжечок, имея приток сенсорной информации от проприорецепторов, способен также выступать в качестве структуры сопоставления программы локомоции и результата действия. Мозжечок объединяет простые двигательные программы в сложный локомоторный акт. Поэтому его повреждение приводит к возникновению специфических нарушений движения. Сложное движение как бы рассыпается на отдельные фрагменты, т. е. выглядит нескоординированным.

Кроме того, мозжечок обладает способностью самостоятельно программировать некоторые сложные стереотипичные скоростные локомоции, например прыжки через препятствие.

Таламус непосредственно на программные команды лобной и сенсомоторной коры не влияет. Но он получает информацию от мозжечка и базальных ядер. Поэтому активизация его ядер приводит к активизации моторной коры, которая вызывает активизацию мотонейронов сегментов спинного и продолговатого мозга.

Продолговатый мозг в регуляции активных движений играет двоякую роль. Во-первых, через него проходят пирамидный и экстрапирамидный пути к мотонейронам спинного мозга, т. е. он выполняет проводниковую функцию. Во-вторых, в составе продолговатого мозга лежат ядра черепно-мозговых нервов. Поэтому часть эфферентного потока пирамидного и экстрапирамидного трактов адресуются именно мотонейронам этих ядер продолговатого мозга. В результате возникают такие движения, как мимика, сосание, глотание, жевание, чихание, кашель.

Таким образом, центральная регуляция движений представляет собой сложную систему взаимодействия иерархически соподчиненных нервных структур головного и спинного мозга. Как поза животных, мышечный тонус, так и локомоции различного рода возможны только при регулирующем участии центральной нервной системы.

[29] *Данилова Н. Н., Крылова А. Л.* Физиология высшей нервной деятельности. Ростов-на-Дону, 2002.

ГЛАВА 3

ВНУТРЕННИЕ ПОБУДИТЕЛЬНЫЕ МОТИВЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Животный организм, являясь неотъемлемой частицей органического мира, стремящегося к стабильности, функционирует в соответствии с общими законами природы. Для любого представителя царства животных характерно стремление к состоянию стабильного равновесия. Однако оно непродолжительно. И тем не менее природа организовала жизнь таким образом, что все животные стремятся к достижению внутреннего постоянства. Фактически, смысл жизни индивидуума сводится к поддержанию гомеостаза. Всякая деятельность животного (ориентировочно-поисковые действия, пищевое и половое поведение, сон и отдых) имеет своей целью достижение равновесного состояния. Под равновесным состоянием имеется в виду временное соответствие физико-химических показателей внутренней среды организма определенным видотипичным константам. Именно при достижении такого состояния животные прекращают активные действия. Чтобы согласиться с этим тезисом, достаточно представить сытого кота, развалившегося на освещенном весенним солнцем подоконнике, или корову, пережевывающую свою жвачку под тенью деревьев на берегу пруда в полуденный зной. При нарушении химического и физического гомеостаза (снижении концентрации питательных веществ в крови, возрастании осмотического давления крови, нарушении температурного постоянства и др.) животные начинают предпринимать активные действия: кот выходит на охоту, корова поднимается и отправляется к водопою или на пастбище, т. е. при нарушении равновесного состояния у животных возникают внутренние побудительные мотивы поведения.

Великий русский физиолог И. П. Павлов развивал мысль и о том, что главной причиной поведения животных является внутренняя активность самого организма. Не имея еще экспериментальных доказательств этого предположения, он ввел новое для своего времени понятие «рефлекс цели» как стремление к достижению посредством поведенческого акта определенного биологического результата.

Физиологически обусловленные причины совершения тех или иных активных действий (сложного поведения) животных можно описать в терминах «потребности», «эмоции», «мотивации». Более простые движения животного (например, отдергивание лапки лягушкой при соответствующем раздражении), равно как и проявление активности внутренних органов (например, мочеиспускание у жвачных животных и лошадей), хорошо объясняются положениями теории нервизма и рефлекторной теории И. П. Павлова.

3.1. ПОТРЕБНОСТИ

Потребность — *это физическая нужда, которую испытывает животный организм в чем-то*. Животный организм — открытая система, зависимая от среды обитания. В процессе жизнедеятельности расходуется энергия, пластический материал, вода, минеральные вещества и витамины. Источником энергии и различных жизненно важных веществ является среда обитания животного. Именно нужда активизирует поведение животного на поиски необходимого для стабилизации гомеостаза. Поведение в данной ситуации выступает в качестве инструмента устранения возникшей нужды. Возникновение потребностей является отражением реально развивающихся в организме животного изменений физико-химического гомеостаза.

Потребности животных условно подразделяют на две группы: витальные (биологические) и зоосоциальные.

Витальные потребности направлены на поддержание и сохранение целостности индивидуума. Сюда относятся метаболические потребности (потребность в кислороде, питательных веществах, воде, а также потребность в дефекации, мочеиспускании, в движении), потребность в отдыхе и сне, потребности самосохранения (уход за телом, оборонительные действия, поиски комфортных условий), потребность в постоянной и разнообразной сенсорной афферентации. Кроме того, выделяют потребность животного в жизненном пространстве (рефлекс свободы, по И. П. Павлову) и потребность в новизне обстановки (ориентировочно-исследовательская активность).

У любой особи популяции или вида биологическая нужда имеет вполне конкретные очертания. Наиболее разрушительные для организма последствия неудовлетворения потребностей связаны с *метаболической нуждой*. Так, без кислорода животный организм (по крайней мере, аэробы) может существовать всего несколько минут. Без воды — несколько суток. Без пищи — несколько недель.

У животных периодически возникает нужда в опорожнении прямой кишки и мочевого пузыря. У рыб, большинства птиц и млекопитающих, потребляющих большие объемы растительной пищи (жвачные, лошади, грызуны и др.), дефекация и мочеиспускание осуществляются безусловнорефлекторно. У таких животных, как собаки, кошки, свиньи, эти важные для поддержания гомеостаза физиологические процессы контролируются корой больших полушарий, т. е. имеют произвольный характер.

Особняком стоит *потребность в отдыхе и сне*. Эту потребность правомерно отнести к потребностям метаболического типа. Но в силу специфичности и большой биологической значимости эту потребность можно выделить и в особую категорию. Регулярный сон необходим всем без исключения животным. Депривация сна приводит к комплексу болезненных явлений, включая метаболические патологии. Поэтому потребность животных в сне составляет не менее 8 часов в сутки. У некоторых видов и возрастных групп животных потребность в сне достигает 20–22 часов в сутки (ленивец, сони, старые кошки, новорожденные).

Потребность в постоянном афферентном потоке исследователи расценивают как биологическую потребность на основании результатов экспериментов, выполненных на животных и человеке. Еще И. П. Павлов указывал на то, что у собак в звукоизолирующей камере (депривация акустической афферентации) развиваются нервные срывы и метаболические нарушения. Монотонная звуковая стимуляция на некоторое время улучшает состояние животного. Звуки, предъявляемые животному не ритмически, а в случайном порядке, более эффективны по сравнению с монотонными звуковыми стимулами. Монокулярная и контурная зрительная деприва-

ция котят в критические периоды их развития приводила к тому, что у животных впоследствии нарушалась способность к преодолению препятствий, прыжкам, выполнению других сложных локомоций.

В опытах на человеке исследователи создавали более жесткую изоляцию. Добровольцев в специальном снаряжении, напоминающем скафандр космонавта, погружали в жидкость с особыми свойствами. В условиях эксперимента человека лишали зрительных, звуковых, обонятельных, вкусовых и даже тактильных раздражителей. Депривация афферентации очень быстро приводила к развитию психических аномалий (зрительные, звуковые галлюцинации) и нарушению функций вегетативных органов.

Особое значение сенсорная афферентация имеет для формирования психики животных на начальных этапах онтогенеза. Причем в разные периоды своего развития молодые животные имеют различную чувствительность к стимулам различной модальности. Например, обездвиживание куриных эмбрионов при помощи миорелаксантов на ранних этапах инкубации яиц приводит к необратимым последствиям в психомоторной сфере цыплят после выклева. Изоляция щенков в чувствительный период социализации (с 3-й по 10-ю недели жизни) нарушает процесс социализации в более позднем возрасте. Такие собаки испытывают проблемы общения с себе подобными и с человеком.

Роль зрительной афферентации в формировании психики экспериментально доказали и опыты C. Blakemore и G. F. Cooper[30]. С двухнедельного возраста котят ежедневно на 5 часов помещали в специальный манеж, в котором стены были расписаны или вертикальными, или горизонтальными черно-белыми линиями (рис. 50).



Рис. 50
Манеж, используемый для экспериментального доказательства влияния зрительной афферентации на развитие поведения

В возрасте 5 месяцев котят поместили в обычный манеж, к которому после подробного изучения новой обстановки они быстро адаптировались. Однако у животных навсегда остался след от влияния той среды, в которой они содержались в чувствительный период. Игровое поведение у них было нарушено. Одни котята реагировали только на качающиеся горизонтальные палочки, другие, наоборот, на горизонтальные палочки не обращали никакого внимания, но активно играли с вертикальными подвижными палочками. Если ориентацию палочки изменяли во время игры, котята прекращали манипуляции с предметом и вели себя так, будто палочки в манеже вообще не было.

Позже было установлено, что афферентация в чувствительный период развития играет решающую роль в развитии функциональной активизации коры больших полушарий котят. После того, как у котят открываются глаза, афферентный поток от светочувствительных элементов сетчатки начинает активизировать нейроны в той части коры, которую называют зрительной корой. Причем в условиях опыта вертикальные и горизонтальные линии на стенке манежа активизировали разные нейроны в составе зрительной коры котят. В случае, когда те или иные линии не предъявлялись котятам, то и нейроны, ответственные за их восприятие, оставались функционально недоразвитыми (котята эти линии не видели). У котят, выращенных в нормальной (богатой на

---

[30] *Blakemore C., Cooper G. F.* Development of the brain depends on the visual environment // Nature. 1970. No 228. P. 477–478.

зрительные раздражители среде) в коре присутствуют нейроны, воспринимающие линии различной ориентации.

У котят из опытных групп рецепция вертикальных и горизонтальных линий была бесповоротно нарушена. Например, котята «горизонтальной» группы воспринимали только горизонтально расположенные палочки с отклонением не более, чем на 20°. Когда палочка отклонялась на больший угол от горизонтальной оси, котенок переставал ее замечать. Следовательно, богатство среды обитания посредством зрительного ее восприятия оказывает огромное влияние на развитие психики и поведения животного.

В более жестоких экспериментах котят длительное время круглосуточно содержали в полной темноте. В результате во взрослом состоянии такие животные вообще оставались слепыми вследствие морфофункционального недоразвития различных компонентов зрительного анализатора.

Таким образом, существуют экспериментальные доказательства наличия у животных и человека явления, которое условно называют сенсорным голодом. Деафферентация животного, частичная или тотальная, временная или постоянная, содержит в себе вполне реальную угрозу структурного или функционального повреждения организма. Поэтому причисление нужды животного организма в сенсорной афферентации к группе витальных потребностей вполне обосновано.

Большое значение для понимания причин поведения животных имеет и анализ их *потребностей в жизненном пространстве и новизне* среды обитания. Лишение жизненного пространства или однообразие обстановки переносится животными поразному. Некоторые виды животных, предрасположенные к одомашниванию, адаптируются к ограничению жизненного пространства и однообразию среды обитания, т. е. потребности животного в жизненном пространстве и в новизне не столь трагичны по своим последствиям, как потребности метаболические. Благодаря такой биологической особенности некоторых видов животных в окружении человека появился современный крупный рогатый скот, домашняя лошадь, свинья, породное многообразие овец, собак и кошек. Однако и у одомашненных животных существует ярко выраженная потребность в новизне обстановки. Опыты на лабораторных крысах показали, что если крысят в критический период развития (с 21-го дня жизни) содержать изолированно в клетке и кормить однообразным по физической форме кормом (порошок), то в зрелом возрасте животные неадекватно ведут себя в новой для них обстановке. У них проявляется необоснованный страх перед всем новым, включая новую физическую форму корма (гранулы вместо порошка), знакомого им по предыдущему опыту, т. е. у животных нарушается механизм поведенческой адаптации к среде обитания.

Потребности самосохранения включают комплекс явлений. Здесь можно выделить потребность самозащиты от врагов, потребность в груминге (уход за собственным телом), потребность в комфортных условиях (избегание сырого и холодного места, устройство места для отдыха).

Большинство диких животных после поимки и последующего содержания в условиях ограничения жизненного пространства погибают в результате развивающихся вторичных заболеваний вследствие неудовлетворенности потребностей в жизненном пространстве и новизне обстановки. Биологическое значение этих потребностей вызвано необходимостью у диких животных расширять ареал обитания с целью обеспечения кормовыми ресурсами, защиты от неблагоприятных природноклиматических явлений, уклонения от встречи с хищниками и удовлетворения зоосоциальных потребностей.

Зоосоциальные потребности, так же как и витальные, развиваются как результат выраженного изменения внутреннего

равновесного состояния животного организма. Материальной основой их возникновения служат два фактора: изменение возбудимости (электрического состояния) определенных групп нейронов (нервных центров) и изменение гормонального статуса организма. Потребности этого типа можно условно разделить на три группы:

- потребности находиться в окружении представителей своего вида (популяции), т. е. быть членом группы;
- потребности проявлять видотипичные поведенческие действия;
- потребности занимать в группе определенное иерархическое положение.

Зоосоциальные потребности обеспечивают стабилизацию внутреннего состояния отдельного представителя группы и стабилизируют группу в целом. В этологическом плане зоосоциальные потребности выступают как физиологическая основа таких проявлений жизни животных, как половое и родительское поведение, игровое поведение, миграции, реакции самосохранения, адаптация к неблагоприятным природно-климатическим условиям жизни.

Такие потребности, как потребность в питательных веществах (голод), в воде (жажда), в отдыхе (мышечное утомление), хорошо описываются количественными показателями. Следовательно, потребность как объективно существующая реальность имеет свою модальность и пороговые характеристики.

Голод у моногастричных животных ощущается при снижении концентрации глюкозы в крови ниже 80 мг%. Жажда возникает, когда животное теряет за счет воды более 5% живой массы. Потребность в отдыхе (прекращении мышечной работы) возникает при накоплении в крови молочной кислоты, пирувата, снижении pH крови до 7,0. Специалисты по спортивной медицине[31] предлагают оценивать предельное утомление спортсмена при помощи ряда биохимических индексов, как то:

- соотношение лактат : НЭЖК = 1,5–3,0;
- соотношение пируват : НЭЖК = 3–10;
- соотношение лактат : кетоновые тела = = 5–20.

Порогом анаэробного обмена считается концентрация молочной кислоты в крови около 4 ммоль/л.

Однако при мышечном переутомлении концентрация молочной кислоты в крови кратковременно может превысить и 20 ммоль/л. Этот уровень лактата в крови и снижение pH крови до 7,0 совпадают с непреодолимым желанием прекратить работу, т. е. предопределяют потребность организма в отдыхе.

Изменения гомеостатического равновесия реципируются различными чувствительными нервными окончаниями. В результате в состояние сильного возбуждения приходят нервные центры гипоталамуса, которые через синаптические связи активизируют структуры лимбической системы. В формате индивидуума потребность выражается формулой «я хочу». Я хочу пить, спать, есть и пр., т. е. я хочу изменить возникшее состояние, потому что оно неприятно. Потребность всегда сопровождается неприятными ощущениями (жажда, голод, переполнение мочевого пузыря, сырое и холодное место). Удовлетворение потребности приводит к возникновению приятного ощущения (удовлетворение жажды, сытость, снижение давления на стенки мочевого пузыря и прямой кишки, оргазм в процессе полового акта). Результатом удовлетворения потребности может быть простое избавление от неприятного ощущения (прекращение боли, уклонение от дождя и снега в укрытии, уклонение от угрожающего фактора).

Оценка степени неприятности от возникшей потребности индивидуальна, т. е. значимость потребности оценивает нервная система. Развивающееся состояние животного организма при этом уже не укладывается в рамки понятия «потребность»

[31] *Журавлева А. И., Граевская Н. Д.* Спортивная медицина и лечебная физкультура. М., 1993.

только с биохимическим или физическим контекстом. Для его обозначения применяют другие термины, например «мотивация поведения», «мотивационное состояние» или просто «мотивация», акцентируя внимание на его сугубо нервном содержании.

3.2. ЭМОЦИИ КАК ФАКТОР ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Эмоции относятся к категории явлений, которые всем понятны и, тем не менее, плохо поддаются кратким определениям. Сам термин происходит от латинского «emoveo», что означает волновать, потрясать. Такие состояния, как страх, ярость, удовольствие, ревность, зависть, ненависть, характерны для высших позвоночных. Они описаны у многих видов животных. Однако богатство эмоционального разнообразия определяется сложностью психики животного. Например, у обезьян можно наблюдать полный набор эмоций, известных человеку. У животных с менее развитой психикой, например у рыб, набор эмоций существенно у́же (страх, ярость, удовольствие). Причем у приматов эмоции проявляются в более яркой форме.

В самом простом виде эмоцию можно определить как чувственно окрашенную потребность. Несмотря на то, что изначально эмоции относили к сфере психологии, у этого явления имеется морфофункциональная основа. Эмоции стоят между гомеостазом и локомоциями (в форме поведенческих актов). Они призваны оптимизировать отношения между организмом животного и средой, в первую очередь социальной средой обитания. Поэтому, по большому счету, не следовало бы делить эмоции на хорошие и плохие, поскольку все эмоции без исключения имеют определенное биологическое значение. Однако традиционно психологи подразделяют эмоции на *положительные* и *отрицательные*. Здесь сказываются отголоски антропоцентризма в философии и психологии. Эмоции лучше изучены у человека в силу объективных причин. Одним из основных методов изучения психологии долгое время оставался метод опроса испытуемых о переживаниях и чувствах на фоне различного эмоционального состояния. По понятным причинам этот метод не применим при исследовании эмоций животных. Поэтому данные об эмоциях у животных не столь субъективны, как результаты исследований, полученные на человеке.

Деление эмоций на положительные (с точки зрения человека) — радость, удовольствие, удовлетворение, любовь — и отрицательные — страх, ярость, тоска, голод, ненависть — очень условно. Все эмоции несут адаптивную цель, т. е. они обеспечивают срочную и первоочередную реакцию животного на один наиболее биологически значимый в данный момент фактор среды. Поэтому применительно к животным, возможно, классификация эмоций З. Фрейда более корректна. Он рассматривал эмоции как усиление или ослабление состояния дискомфорта.

Однако одной из первых по-настоящему научных попыток объяснить происхождение эмоций была теория Джеймса–Ланге, в соответствии с которой *эмоция — это субъективное переживание физиологических изменений*, происходящих в собственном организме.

У. Джеймс рассматривал эмоцию как переживание физических изменений в организме после восприятия стимула. Он считал, что каждая эмоция базируется на собственном морфофизиологическом фундаменте. На момент опубликования основных положений этой теории в 1884 г. она не имела экспериментального физиологического обоснования и поэтому принималась не всеми специалистами.

Позже появилась теория Кеннона–Барда. Кеннон критиковал теорию Джеймса–Ланге, видя ее несостоятельность в том,

что различные эмоции возникают на базе одних и тех же висцеральных изменений.

Так, мурашки по телу пробегают и в момент, когда человек лицезрит уникальное произведение живописи, и при вскрытии трупа. Но в первом случае он испытывает положительную эмоцию — восторг, удовольствие, радость. При вскрытии трупа эмоции иные — от страха до отвращения. Однако в обоих случаях по телу пробегают мурашки как результат одних и тех же сосудистых и нейросоматических изменений, развивающихся в организме в ответ на предъявление разных стимулов.

Материальный субстрат эмоций. В представлении Кеннона и Барда раздражитель (событие), вызывающий эмоцию, вначале вызывает возбуждение промежуточного мозга (таламуса). Таламус аккумулирует на себе весь афферентный поток. Далее нервное возбуждение за счет дивергенции по одному нервному пути уходит к гипоталамусу, а по другому — к коре больших полушарий. Гипоталамус запускает вегетативные реакции организма (изменение частоты сердечных сокращений, частоты дыхания и др.), кора запускает локомоции, т. е. субъективное восприятие (корковая составляющая) события формируется параллельно с висцеральными изменениями.

Американский невропатолог Д. У. Папенс (1937) принял и развил теорию Кеннона–Барда. Он согласился с предложенной последовательностью физиологических процессов в этиологии эмоционального состояния, но уточнил ее в деталях. Д. У. Папенс, будучи анатомом и физиологом, установил, что возбуждение при развитии эмоции не остается в пределах промежуточного мозга. Он экспериментально доказал, что при развитии эмоции активизируется целый ряд центральных нервных структур. Сюда попали гиппокамп, поясная извилина, перегородка мозга, передневентральные ядра таламуса, мамиллярные ядра гипоталамуса и некоторые области коры больших полушарий. Оказалось, что при развитии эмоции некоторое время возбуждение циркулирует по кругу в перечисленных структурах мозга. Эти нервные образования в дальнейшем получили название круга Папенса.

По Папенсу, возбуждение инициируется в гипоталамусе, откуда поступает в передневентральное ядро таламуса, а далее в поясную извилину коры больших полушарий. Другое направление возбуждения — гипоталамус–средний мозг — инициирует висцеральные и локомоторные компоненты эмоций.

Из поясной извилины, которая у человека рассматривается в качестве анатомического субстрата осознанных эмоциональных переживаний, нервное возбуждение уходит транзитом через гиппокамп на мамиллярные тела гипоталамуса, где круг Папенса замыкается.

Более поздние исследования (П. Мак-Лин, 1952) показали, что помимо круга Папенса в генерации эмоций принимают участие и некоторые другие образования головного мозга — миндалины, ядра среднего мозга, обонятельные луковицы. П. Мак-Лин назвал совокупность нервных образований, составляющих мозговой субстрат эмоций, «лимбической системой». Таким образом, в современном представлении лимбическая система — это совокупность функционально связанных мозговых структур, которые расположены между корой больших полушарий и средним мозгом и отвечают за формирование эмоционально-мотивационного состояния. На рис. 51 представлены главные мозговые структуры, входящие в лимбическую систему.

Роль отдельных компонентов лимбической системы не совсем ясна, о чем свидетельствуют эксперименты с их экстирпацией или электрической стимуляцией. Очевидно, что в генерации возбуждения круга Папенса центральное место занимает *гипоталамус*. Эта часть мозга известна как важнейшая структура при запуске и прекращении основных типов врожденного

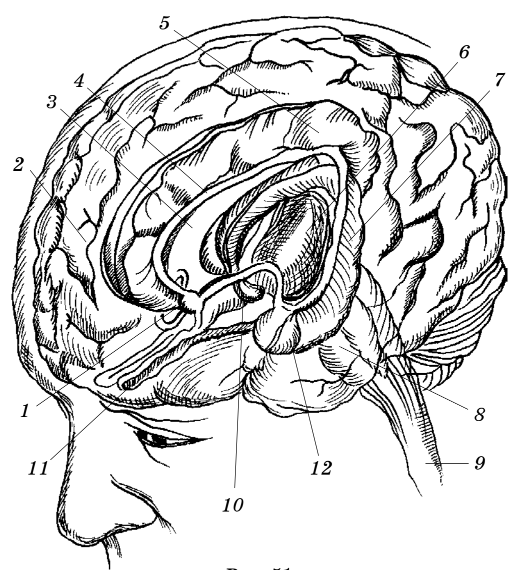


Рис. 51
Лимбическая система мозга. Основные мозговые системы, имеющие отношение к эмоциям:

1 — перегородка; *2* — лобная доля; *3* — мозолистое тело; *4* — свод; *5* — поясная извилина; *6* — таламус; *7* — гиппокамп; *8* — ретикулярная формация; *9* — спинной мозг; *10* — мамиллярное тело; *11* — обонятельная доля; *12* — миндалина.

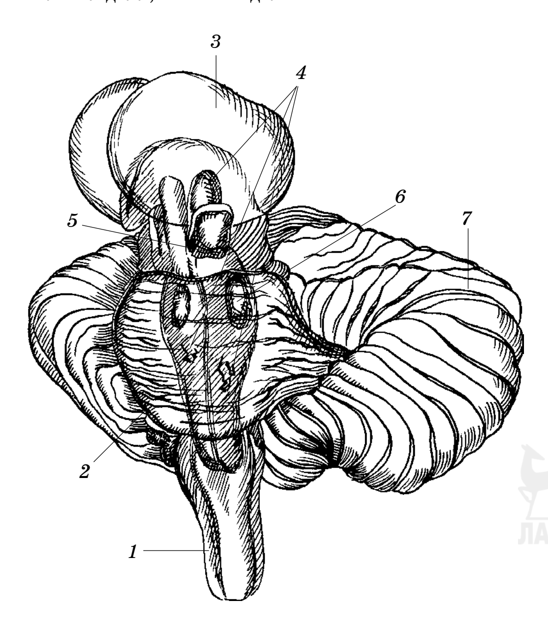


Рис. 52
Структуры ствола, имеющие отношение к формированию эмоций:

1 — продолговатый мозг; *2* — мост; *3* — таламус; *4* — ретикулярная формация; *5* — черная субстанция; *6* — голубое пятно; *7* — мозжечок.

поведения. Возбуждение гипоталамуса при развитии эмоций запускает *вегето-соматические реакции* организма, которые придают эмоциям внешнюю специфическую окраску (мимику, сосудистые реакции, плач, дрожь и пр.). В целом же гипоталамус в этиологии эмоций рассматривают как исполнительную систему.

В боковой части среднего мозга расположены *миндалины*, возбуждение которых ассоциируется с эмоциями *страха* и *ярости*. У высших позвоночных миндалины располагаются в коре в основании височной доли. Повреждение миндалин нарушает механизм эмоций и процесс научения животных. У обезьян — наиболее удобном объекте изучения эмоций — двустороннее удаление миндалин элиминирует агрессивность самцов и резко снижает их иерархический статус. Считается, что миндалины прямо не участвуют в формировании эмоций, однако при уже сформировавшемся эмоциональном возбуждении лимбической системы они обеспечивают выбор поведения, взвешивая биологическую значимость нескольких конкурирующих эмоций. Миндалина имеет чувствительные нейроны, которые приходят в возбуждение в ответ на самые разные стимулы внешней среды (зрительные, слуховые, обонятельные и т. д.). Поэтому миндалины обеспечивают адекватность эмоционального поведения в конкретных условиях среды.

Несмотря на экспериментальное подтверждение возбуждения *гиппокампа* при развитии эмоций, его собственная роль в этом процессе остается невыясненной.

В стволе мозга за эмоции отвечает *ретикулярная формация* и некоторые ее ядра (рис. 52).

Через ретикулярную формацию проходит афферентный поток к коре больших полушарий от многих рецепторов. Поэтому даже состояние общей возбудимости ретикулярной формации влияет на развитие эмоций. При слабой электрической неспецифической восходящей стимуляции развивается торможение корковых струк-

тур вплоть до развития сонного состояния. При высоком уровне активности ретикулярной формации восходящий поток приводит к пробуждению, активизации поведения и обострению эмоционального состояния.

Голубое пятно ретикулярной формации обладает нейросекреторной активностью — выделяет норадреналин, который обеспечивает баланс процессов возбуждения и торможения. *Черная субстанция* ретикулярной формации, как и голубое пятно, — структура с дивергентной сетью. Она имеет один вход и несколько выходов. Нейромедиаторным продуктом черной субстанции является эндогенный опиат — *дофамин*. Являясь аналогом наркотического вещества опиума, дофамин понижает чувствительность нервной системы к стимулам разной модальности и, соответственно, изменяет эмоциональную чувствительность (например, чувствительность к боли).

Как голубое пятно, так и черная субстанция отдают многочисленные волокна переднему мозгу, таламусу, гипоталамусу, коре больших полушарий. Их нейромедиаторы проявляют способность повысить специфическую активность нейронов лимбической системы. Норадреналин в больших дозах вызывает тяжелые стрессовые состояния, а его недостаток — глубокую депрессию. С другой стороны, известна роль норадреналина в формировании чувства удовольствия.

Дофамин также формирует чувство удовольствия, но только в крайней форме проявления: в виде эйфории. При недостатке дофамина возникает депрессия, а предельная недостаточность имеет место при болезни Паркинсона. Есть основания для суждения о том, что хронический избыток дофамина может быть причиной развития у человека некоторых форм шизофрении (К. В. Судаков, 2000).

В пределах коры больших полушарий к развитию эмоций имеют отношение несколько структур: это поясная извилина, височные доли и лобные доли. *Поясная извилина* обладает обширными нервными связями с подкорковыми образованиями и различными областями самой коры. Такое положение поясной извилины позволяет этой структуре осуществлять в пределах центральной нервной системы функцию высшего *координатора действий* всех участников формирования эмоций.

Височная кора участвует в эмоциях страха и ярости аналогично миндалинам. Поражение этих областей коры *понижает общую эмоциональную реактивность*, что негативно отражается на социальном поведении и иерархическом статусе животного в группе.

Лобная кора принимает участие в формировании поведения животного на уровне анализа состояния внешней и внутренней среды, *программирования поведения* и контроля за исполнением поведенческих задач. Она реализует приобретенный личный опыт при адаптации к среде обитания. Поражение лобной коры сопровождается потерей многих элементов приобретенного поведения. На этом фоне проявляется растормаживание низших эмоций и влечений. Разрушение лобных долей мозга делает животных избыточно агрессивными. У обезьян с поврежденной лобной корой возрастает сексуальная активность. При этом животные стремятся спариться с любым другим живым объектом в их окружении, включая животных других видов и человека.

Экспериментальное разрушение разных отделов головного мозга или их электростимуляция при помощи вживленных электродов позволили выявить некоторую специализацию структур лимбической системы в этиологии эмоций.

Доказательством ведущей роли лимбической системы в механизме образования эмоций служат результаты наблюдений за животными с повреждениями коры больших полушарий. Даже у декортикальной кошки экспериментально можно вызвать проявление эмоций за счет электрической стимуляции отдельных структур

лимбической системы. Так, раздражение ядер задних областей гипоталамуса вызывает гипертрофированную, не обусловленную внешними раздражителями ярость. Вживление электродов в более краниальные ядра и последующая их электростимуляция сопровождалась эмоциональными реакциями страха у декортикальной кошки.

Электростимуляция *перегородки* у крыс с вживленными электродами вызывает *эмоцию удовольствия*. В ставших классическими доказательствами эмоциогенной роли лимбической системы опытах Д. Олдса электроды вживляли в *ядра гипоталамуса*, ответственные за эмоцию *наслаждения*. В инструментальных опытах крысы доводили себя до изнеможения самостимуляцией мозга путем нажатия на педаль электростимуляции. Частота нажатия на педаль достигала 700 раз за час. Исследования показали, что за развитие эмоции удовольствия отвечает ряд структур мозга. Вживление электродов с последующей стимуляцией приводит к ощущению удовольствия лишь тогда, когда электроды попадают на дофаминэргические пути черной субстанции и адренэргические пути голубого пятна. Вероятно, электростимуляция формирует чувство удовольствия как вследствие возбуждения определенных нейронов, так и вследствие усиления образования нейромедиаторов дофамина и норадреналина.

Раздражение *переднего гипоталамуса* вызывает оборонительное поведение вследствие обострения чувства *ярости*.

Миндалины также причастны к этой эмоции. Электростимуляция миндалины приводит кошку в состояние *ярости*. А разрушение миндалины у избыточно агрессивных животных делает их более уравновешенными и социально адекватными. В литературе имеются сообщения о том, что удаление миндалины у диких животных при содержании в неволе превращает их в ручных животных, охотно контактирующих с человеком. Однако одновременное удаление и миндалин, и коры больших полушарий делает таких животных избыточно злобными.

Таким образом, эмоциональная реактивность является результатом взаимодействия обширного ряда нервных структур под управлением коры больших полушарий головного мозга и прежде всего лобной коры и поясной извилины. Однако у низших позвоночных материальным субстратом формирования эмоций является промежуточный мозг.

3.3. ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ЭМОЦИЙ

Широкое распространение эмоций в животном мире и факт положительной корреляции степени развития эмоциональности с эволюционным развитием вида свидетельствует о большой биологической значимости данного явления.

Прежде всего, эмоции призывают к действию и определяют приоритетность именно этого поведения, которое настолько значимо в данный момент, что не имеет альтернативы. Эмоции за счет своей вегето-соматической составляющей приводят организм в равновесное состояние и оптимизируют поведение как адаптивную реакцию на изменение среды.

П. К. Анохин предложил биологическую теорию эмоций, в основу которой заложил несколько постулатов.

Во-первых, *эмоции как субъективная оценка внутренних гомеостатических изменений характерны для животных, стоящих на разных ступенях эволюции*. Эмоции, базирующиеся на ощущении дискомфорта, вынуждают животное восстановить константы гомеостаза за счет поведенческих реакций. Поведение животного, построенное на конкретной эмоции, очень целенаправленно. Эмоциональное состояние удерживает животное от второстепенных на данный момент действий. Причем трансформация неприятного ощуще-

ния при возникновении эмоции в ощущение удовольствия после выполнения заданного эмоцией действия продиктована общебиологическим правилом экономии (экономии времени, энергии). Скажем, при сильной жажде животное не отвлекается на игровое поведение, потребление корма или территориальное поведение. Поэтому во время засухи в африканской саванне на водопое встречаются и мирно соседствуют самые разные животные: и львы с гиенами, и антилопы, и слоны. А при утолении жажды животное резко прекращает прием воды без каких бы то ни было переходных состояний.

Голодная собака при приеме пищи вряд ли бросится гонять кошку, попавшую в ее поле зрения. В то же время в состоянии страха перед большой опасностью она не будет реагировать не только на кошку, но и на доступную пищу. Эмоция страха отдает приоритет наиболее важной программе поведения — обеспечению безопасности (убежать, спрятаться). Причем реализуется эта программа по правилу экономии времени и энергии.

Во-вторых, *эмоции имеют сигнальную социально ориентированную направленность.* Любая эмоция (положительная или отрицательная) характеризуется внешними проявлениями, которые в ряде случаев (страх, ярость, радость, удовольствие) имеют определенную зоосоциальную направленность, так как являются сигналами о намерениях животного.

Эмоция сопровождается определенной позой животного, мимикой, специфической вокализацией, а иногда сосудистыми реакциями (изменение окраски у рыб, рептилий и птиц, эрекцией сережек у индюков и полового члена у ряда млекопитающих). Поскольку эмоция сигнализирует другим животным о намерениях, а не о совершенных действиях, эмоцию можно рассматривать и как инструмент психологического влияния на окружающих. Всем знакома эмоция ярости у кошки, которая совсем не означает, что произойдет физический контакт с оппонентом. В межиндивидуальных отношениях животных эмоции несут сигнал угрозы, сексуальных намерений, радости при встрече, ревности, ненависти, страха. Чем тоньше и сложнее психика животного, тем богаче арсенал соматических приемов выражения эмоций.

Для сравнения приведем несколько примеров выражения эмоций у животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития с разным уровнем развития психики: рыб, птиц, млекопитающих (см. рис. 53).

Рыбы для внешнего эмоционального проявления применяют вегето-соматические реакции. За счет регуляции притока крови к коже и наличия в ней пигментных клеток рыбы быстро и в широком цветовом диапазоне изменяют окраску тела. Особенно наглядно это проявляется у бойцовых рыб (петушков). В состоянии ярости, которое у самцов проявляется при виде любого движущегося объекта, рыбы приобретают интенсивно яркую окраску. При испуге окраска рыб становится бледной. Они почти сливаются с фоном и становятся малозаметными.

Как известно, для рыб характерна определенная видотипичная окраска, которая у тропических рыб включает невероятное количество цветовых вариантов. Окраска рыб различается как цветовой гаммой, так и яркостью тонов и полутонов. Цвет рыбы обусловлен наличием в дерме пигментных клеток — хроматофоров и лейкофоров.

В этих клетках обнаруживаются, по крайней мере, четыре типа пигмента. Окраска кожи рыбы формируется как результат сочетания нескольких пигментов. По поверхности тела пигментные клетки рассредоточены неравномерно. В результате на теле образуются узоры различного цвета, яркости и формы (полосы, пятна, кольца и др.).

Большинство видов рыб, обитающих в водоемах средней полосы, окрашено

скромно. Спинка у наших рыб пигментирована в темный цвет, что делает их незаметными с берега. Бока и брюшко имеют серебристую окраску, что позволяет рыбе слиться с бликующей на солнце поверхностью воды. Рыбы, обитающие в зарослях (окунь, щука), имеют маскировочные серо-зеленые поперечные полосы. Донные рыбы (сом, ротан, пескарь) принимают окраску дна своего водоема, зачастую копируя при этом не только цвет, но и рисунок грунта.

Меланофоры содержат зерна пигмента черного цвета, эритрофоры содержат красный пигмент, ксантофоры — желтый, лейкофоры (гуанофоры) — кристаллы гуанина.

Пигментная клетка имеет особое строение. Цитоплазма в ней неоднородна. Верхний слой (эктоплазма) неподвижен, так как пронизан особыми жесткими органеллами — радиальными фибриллами. Внутренний слой цитоплазмы пигментной клетки (киноплазма) подвижен и содержит зерна пигмента. Киноплазма обладает способностью концентрироваться в центре клетки или растекаться по всей клетке. При этом происходит или концентрация пигмента в единую каплю (клетка светлеет), или распространение пигмента по всей площади клетки (клетка окрашивается).

Окраска рыбы может иметь различное биологическое значение. Рыбы лишены мимики, но способны ярко сообщать о своем эмоциональном состоянии за счет изменения окраски тела. Она позволяет рыбе оставаться незамеченной при нападении на жертву (полосы щуки или окуня скрывают рыбу в зарослях подводной растительности). В ряде случаев стратегия окрашивания прямо противоположна — яркой окраской тела рыба пытается напугать врага или пищевого (полового) конкурента. Брачные наряды имеют другую цель — привлечь к себе полового партнера.

Изменение окраски кожи происходит под влиянием нервной и гуморальной систем. Быстрое «перекрашивание» обеспечивает нервная регуляция. Центры пигментации тела у рыб лежат в спинном мозге, у разных видов в разных сегментах. Так, пигментно-моторные волокна спинного мозга у карповых переходят в симпатическую цепочку на уровне 12–18 позвонка, у кам-

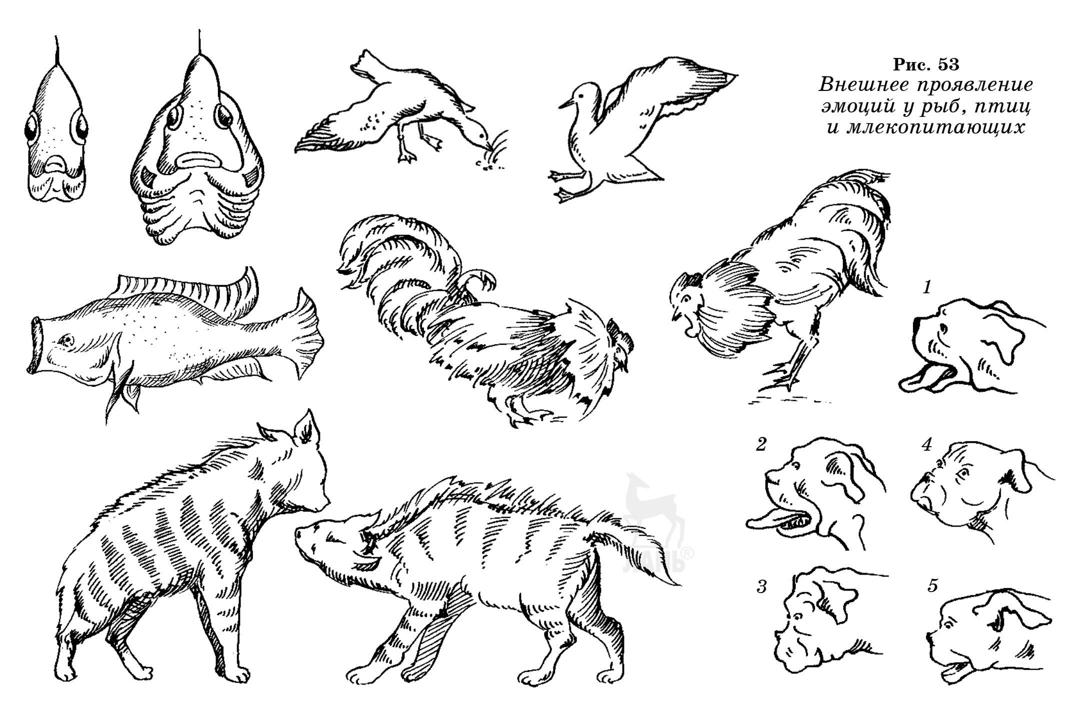


Рис. 53
Внешнее проявление эмоций у рыб, птиц и млекопитающих

балы — на уровне 5–6 позвонка. Отсюда они распространяются в краниальном и каудальном направлениях. У карповых перерезка симпатической цепочки у 12 позвонка вызывает потемнение передней части тела, а перерезка за 18 позвонком приводит к потемнению задней части тела.

Гуморальная регуляция пигментации тела обеспечивает более поздние изменения окраски. Парентеральное введение гормонов (адреналин, АКТГ, гистамин) приводят к изменению пигментации через несколько десятков минут.

Решающее значение в запуске реакций пигментации у рыб имеет зрительная афферентация. Например, камбала принимает окраску тела в зависимости от того, на грунте какого цвета находится ее голова. При этом на теле воспроизводится не только тон, но и рисунок (полосы, пятна). Бойцовые рыбки приобретают яркую окраску при виде соперника.

Соматические проявления эмоций у рыб в основном направлены на зрительное мнимое увеличение размеров собственного тела. Это достигается «надуванием» жаберных крышек и оттопыриванием плавников (рис. 53). Кроме того, рыбы принимают определенные позы, сигнализирующие об их намерениях (нападении или бегстве, доминировании или подчинении).

У птиц примерно такая же тактика воздействия на оппонента или партнера, а именно — стремление убедить другую особь в своем силовом или сексуальном преимуществе путем преувеличения своих достоинств. Птицы раздвигают в стороны крылья, оттопыривают перья, за счет гиперемии изменяют цвет и увеличивают в объеме сережки, бородку, гребень, как это делают индюки и петухи. Высокоинформативны и позы, принимаемые птицами, и их стереотипные движения в состоянии эмоционального возбуждения. Особую роль в эмоциях птиц играет и вокализация.

Однако наибольшей сложностью эмоционального проявления и, следовательно, психологического воздействия на окружающих обладают представители класса млекопитающих. Помимо видотипичных поз, движений и специфической вокализации у многих видов млекопитающих имеется развитая мимика, которая усиливает информативное значение эмоций. Наиболее развита мимика у человека и приматов. Однако сложную мимику демонстрируют и другие животные, например кошки и собаки (рис. 54).

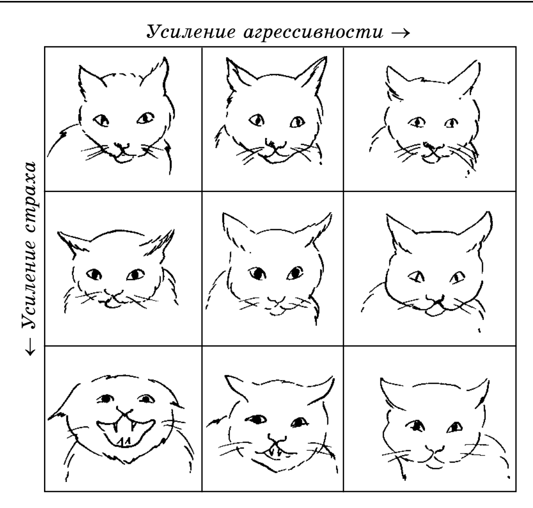


Рис. 54
Мимика кошки как выражение эмоций[32]

Мимику обеспечивают лицевые мышцы головы, за счет которых животные изменяют положение губ (оскал), ушных раковин, носа, вибрисс, изменяют разрез глаз, величину зрачка. Пауль Лейхаузен — крупнейший специалист в области поведения и психологии кошачьих — выделяет, как минимум, девять мимических выражений, соответствующих разным эмоциональным состояниям, например эмоции страха. Но помимо эмоции страха, ярости и ненависти кошка при помощи мимики информирует окружающих о разной степени удовольствия, презрения, тоски, любви, а также боли или дискомфорта.

У некоторых видов животных мимика «лица» так же, как у кошки и обезьян,

[32] *Leyhausen P.* Katzen ein Verhaltenskunde. Berlin; Hamburg, 1982.

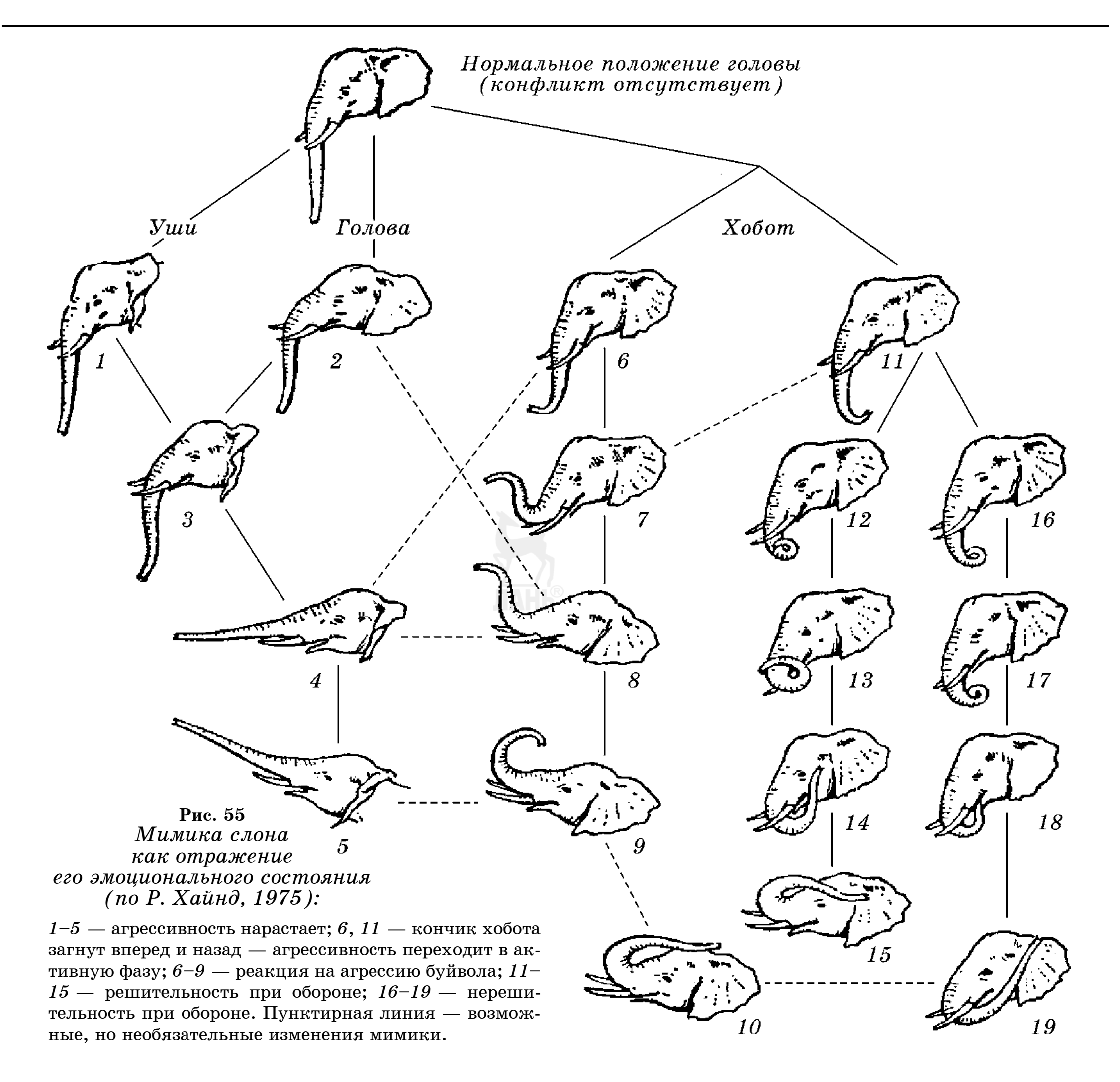


Рис. 55
Мимика слона как отражение его эмоционального состояния (по Р. Хайнд, 1975):

1–5 — агрессивность нарастает; *6*, *11* — кончик хобота загнут вперед и назад — агрессивность переходит в активную фазу; *6–9* — реакция на агрессию буйвола; *11–15* — решительность при обороне; *16–19* — нерешительность при обороне. Пунктирная линия — возможные, но необязательные изменения мимики.

позволяет выразить широкий спектр эмоциональных состояний. При этом могут быть использованы характерные для данного вида органы и функциональные возможности. Весьма показателен в этом плане слон — животное внешне спокойное и неэмоциональное. Однако при более внимательном изучении биологии поведения этого вида открываются весьма интересные особенности его эмоционального проявления за счет именно мимики (рис. 55).

Мимика слона не столь понятна для человека, как мимика кошки или обезьяны. Она имеет ярко выраженную видоспецифичность и поэтому понятна, в первую очередь, представителям своего вида или филогенетически близким родственникам.

Как видно из приводимого Р. Хайндом рисунка, у слона большое информативное значение имеет положение головы, хобота и ушных раковин.

Как уже упоминалось выше, убедительность эмоциям социального предназначения придает вокализация, которая имеется у всех птиц и млекопитающих. Как таковая вокализация обнаружена и в пределах других классов позвоночных — рыб, земноводных, пресмыкающихся. Однако связь вокализации с эмоциями у низших позвоночных не столь очевидна. В свя-

зи с этим на память приходит лишь вокализация лягушек в брачный период, когда кваканье самца выступает как метод психического воздействия и на других самцов (отпугивание), и на самок своего вида (привлечение).

Наиболее развитой системой вокализации обладают представители класса птиц. При помощи голоса многие птицы сообщают о мельчайших нюансах своего эмоционального состояния и намерениях. Так, соловей при помощи сложнейшего звукового ряда оповещает других самцов о владении определенной территорией, привлекает к себе внимание самок, т. е. его песня отражает уровень сексуальности и агрессивности. Довольно информативна вокализация и у других птиц, например кур. Петух голосом сообщает своему гарему об опасности, сексуальном возбуждении, полученном удовольствии, агрессивных намерениях, болевых ощущениях, страхе и т. д. Домашние утки при встрече старых знакомых, а также в предвкушении кормления издают хорошо узнаваемое радостное покрякивание.

Вокализация как отражение эмоционального состояния у разных видов животных в пределах класса млекопитающих представлена неодинаково. Виды, которые вынуждены из-за постоянно присутствующей опасности вести скрытный образ жизни, редко выдают свои эмоции голосом. Другие виды животных широко демонстрируют свое эмоциональное состояние при помощи звуков. Это характерно, например, для обезьян. Интересно, что доместификация животных приводит к усилению вокализации вообще и вокализации эмоций в частности. Скажем, дикие предки домашней собаки (волки, шакалы, койоты) и кошки (нубийская кошка, европейский лесной кот) известны как довольно молчаливые животные. Однако домашние собаки и кошки обладают богатым набором звуков для обозначения эмоций. Они выражают голосом радость при встрече с хозяином или приятелем. Собаки непременно сопровождают голосом такие эмоции, как ярость, тоска, боль, испуг, удовольствие. Кошки демонстрируют удовольствие при помощи уникальных звуков в виде мурлыканья.

Вокализируют радость при встрече лошади (приветственное ржание), коровы (особое мычание), свиньи (похрюкивание и повизгивание).

В-третьих, *эмоции как отображение воздействия на организм окружающей среды*. Факторы внешней среды могут иметь повреждающую направленность по отношению к животному. Такие природные явления, как снегопад, ураган, град, разлив реки, жара и др., порождают у животных тревогу и страх. Поэтому под влиянием развивающихся эмоциональных состояний животные срочно принимают меры для того, чтобы, по возможности, максимально уклониться от опасного воздействия среды. Животные мигрируют в безопасные места, отыскивают укрытия, сбиваются в гурты перед ураганом или снежной бурей (овцы, крупный рогатый скот, олени).

Эмоциональное напряжение мобилизует все имеющиеся у животного средства, весь жизненный опыт на поиски наиболее эффективного этологического разрешения ситуации. В критической ситуации животные могут демонстрировать уникальные способности, ранее у них не проявлявшиеся.

Выполнение задачи на основе сильной негативной эмоциональной окраски внутренней потребности завершается развитием нового эмоционального состояния с противоположным знаком, — как минимум, с нулевым значением дискомфорта, а как максимум — с формированием чувства удовольствия и/или радости. Длительное неразрешение отрицательной эмоции («застойная» эмоция) приводит либо к стрессу, либо к невротическим расстройствам. Застойная эмоция через гипоталамус формирует сильные эфферентные влияния на вегетативные органы — сердечно-сосудистую систему, пищеварительную

систему, эндокринные железы. В результате домашние животные снижают продуктивность, у них развиваются патологические состояния.

В животноводстве борьба с отрицательными эмоциями продуктивных животных имеет как биологическое, так и экономическое значение. В условиях неволи животные ощущают на себе множество факторов, провоцирующих развитие отрицательных эмоций (ограничение свободы, скученность, контакт с человеком, ветеринарные мероприятия). К сожалению, они не имеют возможностей для естественной разрядки эмоционального состояния, т. е. перевода отрицательных эмоций в эмоции положительные. В искусственных условиях только человек может снять отрицательное эмоциональное напряжение животных. Для этого в арсенале животноводов имеется немало средств и способов. Так, при транспортировке животных можно применять антидепрессанты, миорелаксанты и другие ветеринарные препараты. Установлено противострессовое действие ряда олигопептидов: бета-эндорфина, пролактина, полипептида Р. Они имеют хорошие перспективы применения при транспортировке животных, формировании новых групп и стад, при переводе животных на новые рационы и системы содержания.

Помимо этого, мощным средством профилактики и разрешения эмоционального перенапряжения является дозированная мышечная активность. Практика содержания домашних животных свидетельствует, что гипокинезия снижает эмоциональную устойчивость животных.

3.4. СВЯЗЬ ЭМОЦИЙ И ЛОКОМОЦИЙ

Как уже отмечалось ранее, эмоции в природе находят свое разрешение в результате определенных действий животного, т. е. в форме поведения. Установлено, что даже если поведенческая реакция и не разрешает создавшую отрицательную эмоцию ситуацию, то все равно выполненные мышечные сокращения сами по себе снижают эмоциональную напряженность.

При мышечной работе от проприорецепторов суставов и сухожилий, а также от мышечных веретен в спинной мозг устремляется мощный афферентный поток. В результате повышается тонус локомоторных центров спинного мозга, усиливается спонтанная ритмическая электрическая активность его нейронов. По восходящим спиноретикулярным, спиноталамическим и спинокортикальным нервным путям происходит активизация соответствующих структур головного мозга. В результате реактивность нервной системы к сигналам, провоцирующим эмоциональное возбуждение, понижается.

Мышечная активность оказывает положительное влияние на субстрат эмоций и опосредованно. При умеренной и регулярной мышечной нагрузке улучшается кровоснабжение висцеральных органов, что в конечном счете приводит к улучшению трофических процессов в нервной ткани.

На практике находит применение и такой профилактический прием снижения эмоционального напряжения, как смена рода деятельности. Владельцам собак служебных пород известно, что если собака не может снять эмоциональную напряженность, например избыточно злобно реагирует на все после травли, то переключение животного на иной род занятий приводит собаку в норму. Такого результата добиваются, прибегая к купанию собаки в пруду, вовлекая животное в различные игры, используя бег трусцой.

Точно так же спортивные лошади после соревнований (скачки, бега, конкур, стиплчес) долгое время могут оставаться в состоянии эмоционального перевозбуждения. Переключение таких животных на другие занятия (купание, массаж, чистка, легкий бег в нейтральной обстановке) снижают эмоциональное напряжение животных.

Профилактическое значение имеет и чередование отрицательных и положительных эмоций умеренной силы. Животные, постоянно испытывающие дозированные положительные и отрицательные эмоции и находящие решение проблемных ситуаций за счет поведенческих актов, обладают большей эмоциональной и стрессовой устойчивостью.

Здесь уместно привести результаты лабораторных исследований на крысах. Животным имплантировали электроды в разные ядра гипоталамуса с целью искусственной стимуляции центра страха, центра ярости и центра удовольствия. Оказалось, что навязывание животным как исключительно положительных, так и отрицательных эмоций приводит к развитию одинаковых патологических состояний на уровне сердечно-сосудистой, пищеварительной и эндокринной систем. Навязывание крысам чередующихся приятных и неприятных эмоций не сопровождалось развитием патологий.

Воспитание эмоций также является средством профилактики эмоциональной неадекватности и гиперчувствительности. Этот прием используется при выращивании собак служебных пород с выраженной агрессивной доминантой. Так, у собак пород кавказская овчарка, алабай, ротвейлер, реже эрдельтерьер, ризеншнауцер, черный терьер и доберман уже на первом году жизни необходимо сдерживать агрессивность, которая может быть адресована своим соплеменникам и человеку. Кобели этих пород в зрелом возрасте имеют выраженную доминанту к лидерству. В качестве потенциальных субдоминантов они рассматривают всех, кто их окружает, включая хозяина. Поэтому избыточную эмоцию злобы и агрессии необходимо своевременно распознать и купировать. Работа с животными этих пород предполагает наличие у человека (инструктора) определенной суммы этологических знаний и навыков и, кроме того, немалой физической силы и свободного времени. Меры профилактики все те же: регулярные физические нагрузки, чередование положительных и отрицательных эмоций, разнообразие рабочих ситуаций, пресечение избыточной агрессивности путем отвлекающих действий.

У собак существует и другая эмоциональная крайность — необоснованный страх перед другими собаками и незнакомыми людьми. Этот недостаток также поддается коррекции настойчивыми действиями воспитательного характера. Если в предыдущем случае чрезмерную агрессивность купируют, то в случае с трусливыми собаками подход должен быть прямо противоположным. У пугливых животных надо воспитывать чувство уверенности в своих силах, помогать собаке занять как в человеческом обществе, так и среди себе подобных более высокое иерархическое положение по сравнению с тем, которое они определили себе сами. Этим животным следует уступать в силовых играх. Они должны почувствовать, что могут быть сильнее других и что не все вокруг сильнее их. При общении со своими соплеменниками такие проблемные собаки (по крайней мере, в период формирования психики в раннем онтогенезе) не должны контактировать с животными агрессивными и с животными с сильно выраженной доминантой лидера.

Большую проблему в городских условиях создали собаки охотничьих пород, изначально ориентированные на травлю зверя (бультерьер, питбультерьер, стаффордширский питбультерьер и др.). Их неадекватное поведение в городской среде является результатом неуправляемых эмоций ярости и страха. Владельцам собак таких пород следует начинать воспитание эмоций у своих питомцев с самого раннего возраста. Главное — изначально пресекать попытки агрессивного поведения этих собак по отношению к другим городским животным и человеку. Собак этих пород, как никаких других собак, необходимо ежедневно загружать физической работой

(продолжительный бег за велосипедом, транспортировка груза в тележке, буксировка саней или лыжника, буксировка тяжелой автомобильной покрышки). Избыточную злобливость следует держать под постоянным контролем, участвуя с собакой в соответствующих программах дрессировки в клубах и на собачьих площадках. В отдельных случаях упорствующего неповиновения для отдельных собак показано применение физического болевого воздействия. Все эти мероприятия позволяют сбалансировать эмоциональную возбудимость собак соответственно реальным условиям жизни в городской среде.

Понятно, что собаки проблемных пород не должны попадать к случайным, неподготовленным владельцам. Для управления такими животными требуется серьезная кинологическая подготовка и опыт работы с другими, более контактными и эмоционально уравновешенными собаками.

3.5.
МОТИВАЦИИ

Потребность как результат нарушения химического, физического или психического равновесного состояния организма неизбежно приводит к активизации поведения, направленного на восстановление физико-химических показателей гомеостаза или психического состояния.

Потребность предопределяет направленность поведенческой активности животного, которую называют мотивацией. Среди специалистов нет единого мнения относительно содержания термина «мотивация», поскольку нет универсальных физиолого-биохимических коррелятов мотиваций. Но все соглашаются с тем, что мотивация — это психическое состояние, направляющее поведение животного на удовлетворение возникшей потребности.

Американский психолог M. Zuckerman (1984) предпринял попытку отыскать биохимические корреляты мотиваций. В некоторых исследованиях доказывается, что уровень мотивированности поведения человека отрицательно коррелирует с биохимическими показателями, в частности, с активностью фермента моноаминооксидазы (МАО), концентрацией эндогенных опиатов в нервной ткани, а также с концентрацией половых гормонов в крови. Субъекты с низким уровнем МАО стремятся к поиску сильных ощущений для активизации корковых и подкорковых структур. В стрессовых ситуациях уровень катехоламинов повышается, тогда как в обычной обстановке они окисляются под влиянием МАО. Эндогенные опиаты снижают остроту ощущений потребностей, например снижают болевую чувствительность. Половые гормоны могут как повышать, так и подавлять либидо и, соответственно, формировать или ликвидировать сексуальную потребность. Скажем, повышенный фон мужских стероидов в женском организме вызывает процессы маскулинизации и подавляет проявление женского либидо. Однако при этом нарастает агрессивность самок и обостряется потребность повышения иерархического положения самки в группе.

Специалисты приводят различные определения понятию «мотивация». Однако надо признать, что все они требуют дополнительного уточнения.

Автору импонирует определение понятия «мотивация», которое было предложено Б. И. Котляром[33]. *Мотивация — это эмоционально окрашенная потребность, формирующая поведение животного, направленное на удовлетворение этой потребности.* Ясно, что мотивация имеет субъективный характер, поскольку отражает личностную оценку потребности.

Другие определения предлагают рассматривать мотивацию как механизм инициирования действий, формирования цели поведения (П. В. Симонов) или как опредмеченную потребность (А. Н. Леонтьев).

[33] *Котляр Б. И.* Пластичность нервной системы. М., 1986.

К. В. Судаков исследует мотивацию с позиций теории функциональных систем. Неспециалисты употребляют термин «мотивация» для обозначения некоторых ощущений (жажда, голод). Этот же термин применяют, когда имеют в виду намерения действовать.

В специальной литературе приводятся многочисленные экспериментальные доказательства ведущей роли гипоталамуса в формировании мотиваций. Толчком для исследований в этом направлении послужила концепция Шеррингтона о «центральном состоянии возбуждения»[34]. Важнейшим положением этой концепции является «центральное возбуждение», которое возникает при предъявлении стимула, но сохраняется некоторое время после прекращения его действия. Это открытие позволяет понять причины изменения мотивационного состояния животных.

Концепция «центрального состояния возбуждения» применима к разным структурам центральной нервной системы. Однако наибольшее количество экспериментальных доказательств жизнеспособности данной концепции было получено именно при изучении ядер гипоталамуса. Методами разрушения и электрической стимуляции отдельных участков гипоталамуса было показано, что возбуждение гипоталамуса имеет своим последствием развитие определенных мотиваций. Установлено, что вентромедиальные и латеральные ядра гипоталамуса ответственны за пищевое поведение. Разрушение медиальных ядер у кошек, крыс и других животных приводит к развитию неконтролируемого потребления пищи (гиперфагии) — обжорству и ожирению. Электрическая стимуляция медиальных ядер сопровождается прекращением пищевого поведения даже у длительное время голодавших животных. Разрушение латеральных ядер гипоталамуса приводит к афагии — отказу от корма и гибели от истощения. Электрическая стимуляция латеральных ядер через вживленные микроэлектроды вызывает гиперфагию даже у насытившихся животных. Таким образом, ядра латерального гипоталамуса можно считать центрами пищевой мотивации, а его вентромедиальные ядра — структурами, отслеживающими момент достижения полезного результата (насыщения).

При помощи метода вживленных электродов в гипоталамусе удалось обнаружить ядра, возбуждение которых вызывает самые различные мотивации: голода, жажды, мочеиспускания, дефекации, сна и пробуждения, ярости и нападения, страха и отступления. Однако более поздние исследования показали, что возбуждение ядер гипоталамуса может привести к различным мотивационным состояниям. Причины неоднозначности мотивационных последствий при раздражении центральных структур до конца не ясны. Здесь важны такие факторы, как гормональный статус животного, состояние его метаболизма в целом, условия проведения эксперимента, включая зоосоциальное окружение, возраст и личный опыт животного.

Электростимуляция подкорковых и корковых областей головного мозга приводит к развитию самых различных мотивационных состояний и поведенческих реакций (см. рис. 56).

То, что мотивация представляет собой сугубо нервное явление, доказывается и методом отведенных потенциалов. Так, при насыщении животного электрическая активность латерального гипоталамуса снижается, а активность его вентромедиальных ядер возрастает. Половое возбуждение самцов крыс, возникающее в присутствии самки в состоянии эструса, сопровождается повышенной электрической активностью заднего гипоталамуса.

В настоящее время доказано, что разные потребности провоцируют формирование различных по своей электрофизиологии мотивационных состояний. Это стало очевидным после того, как были изучены

[34] *Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975.

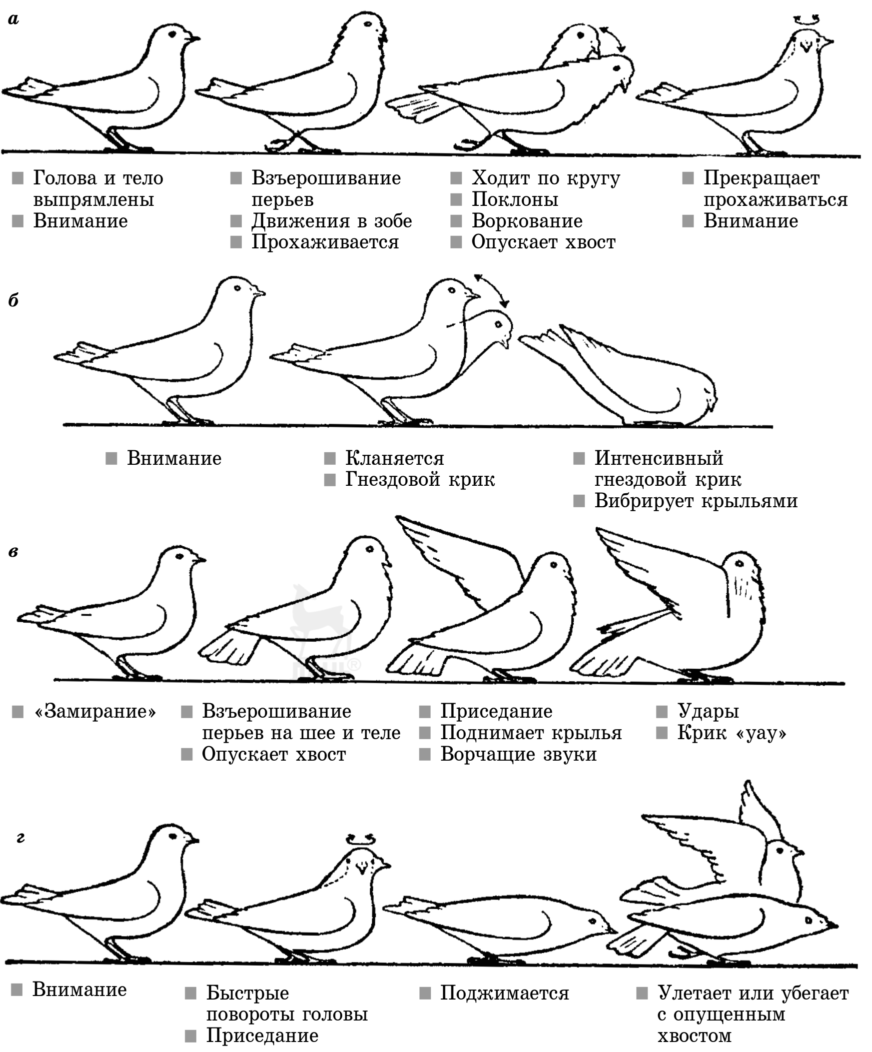


Рис. 56

Этологические результаты стимуляции разных структур мозга (Р. Хайнд, 1975):

а — поклоны; *б* — гнездовое поведение вследствие раздражения преоптической области коры; *в* — пассивно-оборонительное поведение, вызванное раздражением серого вещества паравентрикулярной области гипоталамуса; *г* — реакция избегания, вызванная 30-секундной электрической стимуляцией латерального гипоталамуса.

электрические ответы разных участков коры больших полушарий на фоне различных потребностей. Оказалось, что разные потребности сопровождаются активизацией разных зон коры и различными электрическими явлениями (ЭЭГ).

По данным П. К. Анохина, со стороны ретикулярной формации ствола и промежуточного мозга на фоне возникших потребностей кора получает, по крайней мере, два типа восходящих активаций. Восходящие влияния на уровне подкорковых структур приобретают специфическую окраску, что отражается на активности коры. Например, при оборонительной мотивации у кролика в задних областях коры, гиппокампе, ретикулярной формации и медиальных ядрах таламуса реги-

стрируются специфические тета-волны. На фоне пищевой мотивации ЭЭГ имеет совершенно иной характер.

Несмотря на доказанность нейрофизиологической специфичности отдельных мотивационных состояний, любая мотивация имеет общие, характерные для всех мотивационных состояний свойства[35].

1. Сопровождается *активацией моторной коры*. Это относится к мотивациям голода, ярости, любопытства. Исключение может составлять лишь реакция затаивания при возникновении страха.

2. *Повышение тонуса симпатической нервной системы*. Это естественно, поскольку активация моторной коры и возникающие мышечные сокращения совместно с эмоциональным возбуждением требуют усиления кровообращения и дыхания и торможения некоторых физиологических процессов (например, пищеварения, лактации).

3. *Усиление реактивности сенсорных систем*, обеспечивающих эффективность поведенческого акта при удовлетворении потребностей.

4. *Активизация исследовательского и поискового поведения.*

5. *Активизация механизмов памяти.* В поисковом поведении используется личный предыдущий опыт.

6. Каждая мотивация *в составе ЭЭГ имеет специфические компоненты.*

7. Специфическая *эмоциональная окраска* с индивидуальными особенностями. На первой фазе эмоция имеет отрицательную окраску, по достижении результата (конец второй фазы) эмоциональная окраска меняется на положительную или нейтральную.

В мотивации выделяют две фазы: регистрации возникшей потребности и запуска поведенческой реакции и ее реализации до получения результата. Эти фазы имеют разные электроэнцефалографические характеристики. Например, у котенка в голодном состоянии (потребность) в коре регистрируют высокочастотные импульсы (30–60 имп/с). Во время поиска соска (мотивация) появляются высокоамплитудные медленные веретена с частотой в несколько герц. С началом сосания у котенка на ЭЭГ выделяются регулярные веретена малой амплитуды. Сходные результаты получены и на других животных.

Итак, двухфазная структура мотивации подтверждается электрофизиологическими исследованиями. Однако не исключено, что мотивация имеет более сложную структуру. Поэтому было бы правильнее говорить о ее полифазном характере. По крайней мере, многоуровневые взаимоотношения нервных структур — от рецепторов до лобных долей головного мозга — дают серьезные основания для такого подхода к структуре мотивации.

3.6. ЯВЛЕНИЕ ДОМИНАНТЫ И МОТИВАЦИЯ

Великий русский физиолог А. А. Ухтомский, изучая координационные отношения между различными центральными образованиями головного мозга, пришел к заключению, что влияние того или иного нервного центра на поведение животного зависит от уровня афферентного потока, поступающего именно к этому центру. Группа нейронов приобретает вид стойкого очага возбуждения. Доминирующий центр обладает способностью суммировать афферентные потоки различной модальности. Конвергентная способность нейронов такого центра приводит к дальнейшему росту уровня возбуждения и лабильности центра. Доминирующий центр оказывает специфическое влияние на корковые структуры, ориентируя их активность на запуск тех стереотипов поведения, которые гарантируют удовлетворение доминирующей мотивации. Корково-подкорковая интеграция обеспечивает приоритетное

[35] *Данилова Н. Н., Крылова А. Л.* Физиология высшей нервной деятельности. Ростов-на-Дону, 2002.

удовлетворение наиболее значимой для животного потребности.

При экспериментальной электрической стимуляции центра голода гипоталамуса нейроны сенсомоторной коры приходят в возбуждение в ответ на стимулы разной модальности (свет, звук, запах, тактильные раздражения). Однако все они стимулируют только пищевое поведение животного.

Аналогично подавляет все прочие мотивации поведения половая доминанта в период размножения лягушек. Любые стимулы, включая шум проезжающего по дороге автомобиля, привлекают самцов. В результате масса лягушек гибнет под колесами автомобилей.

После удовлетворения одной потребности роль доминирующего центра занимает другой центр, обслуживающий удовлетворение очередной жизненно важной потребности. Новая доминанта приобретает роль ведущей мотивации и подчиняет себе все прочие. Не вполне понятно, каким образом конкретная мотивация избирается на роль доминанты. В разных условиях обстановочная афферентация приводит к формированию разных доминант. Так, в опытах Х. Дельгадо[36] в лаборатории электрическая стимуляция латерального гипоталамуса вызывала пищевую мотивацию даже у сытых обезьян. Однако когда животное находилось в окружении своих сородичей, результаты эксперимента были иными. Стимуляция гипоталамуса провоцировала сексуальное или оборонительное поведение. Та же стимуляция в присутствии вожака и субдоминантных особей вызывала различные поведенческие реакции с разным знаком — от реакции страха и преклонения перед вожаком до внезапных агрессивных действий по отношению к особям, занимающим низкие позиции в системе иерархии обезьян.

Таким образом, доминирующая мотивация поведения животных может развиться как в результате внутренней потребности организма, так и под влиянием факторов внешней среды. Правда, остается невыясненным механизм выбора приоритетности конкретной мотивации в данное время. Зачастую в этом процессе выбора приоритета ведущую роль играют эмоции.

[36] См.: *Данилова Н. Н., Крылова А. Л.* Физиология высшей нервной деятельности. Ростов-на-Дону, 2002.





ГЛАВА 4

ВНУТРЕННИЕ ПРИЧИНЫ НАИБОЛЕЕ СТОЙКИХ МОТИВАЦИЙ ПОВЕДЕНИЯ

Животные обладают разнообразными потребностями, на базе которых формируются поведенческие мотивации разной степени важности. Однако некоторые потребности животных и формирующиеся на их базе эмоциональные состояния отличаются предельно плохой переносимостью. Это означает, что если такое состояние приобретает затяжной характер, то у животных на их основе зарождаются патологические процессы, которые приводят к гибели. В данную категорию эмоциональных состояний попадают прежде всего боль, жажда и голод. В практике животноводства эти явления должны быть под постоянным контролем специалистов. Поэтому этиологию некоторых эмоциональных состояний животноводам-практикам полезно знать в мельчайших деталях.

4.1. ЖАЖДА

Вода — очень важная составляющая живых организмов. Это вещество выполняет ряд жизненно важных функций: служит структурным материалом, химическим растворителем, участвует в процессах физической терморегуляции, выступает в качестве донора кислорода. Без воды животные живут всего несколько дней. При полном голодании без питьевой воды голуби в условиях умеренных температур погибают на шестой день, при наличии доступа к воде — на двенадцатый день. Кролики без воды не выдерживают и двух суток.

Другие животные более устойчивы к жажде. Так, лошади при водном голодании погибают на 17–18-й день. Верблюды даже в сорокоградусную жару сохраняют без воды работоспособность в течение трех недель. А такие пустынные животные, как кенгуровая крыса или монгольская песчанка, не пьют воду вообще: они удовлетворяют свои потребности в воде за счет метаболической воды сухого корма, а также воды, содержащейся в атмосферном воздухе.

Потребление воды животными в условиях умеренного климата зависит от ее содержания в корме. В расчете на 1 кг сухого вещества корма свиньи потребляют 7–8 л воды, крупный рогатый скот — 4–6 л, лошади и овцы — 2–3 л.

В составе тела человека и животных содержание воды достигает 90%. В теле взрослых животных содержится около 65% воды, у молодых — больше. Из общего количества 2/3 воды организма представлены внутриклеточной жидкостью. Около 1/3 объема воды составляет внеклеточная жидкость (плазма крови, лимфа, межклеточная жидкость, мозговая жидкость, внутриглазная жидкость). Главным депо воды служат мышцы, в которых находится половина всей воды организма.

Плазма крови составляет примерно 5% от массы тела. Однако потеря 30–40% плазмы представляет угрозу жизни.

При потере более чем 5% массы тела за счет воды животные и человек ощущают крайне некомфортное состояние, которое называется жаждой. Однако поведение, направленное на поиски воды, начинается у животных и человека раньше.

Потери более 20% воды сопровождаются уже необратимыми изменениями в организме и приводят к смерти.

Жажда — это особое эмоциональное состояние животного, которое формируется в структурах лимбической системы в результате повышения осмоляльности внутренней среды организма из-за недостатка воды или избытка солей. Жажда субъективна, так как представляет собой сугубо индивидуальное ощущение, непреодолимость которого соизмерима с недостатком воздуха и с физической болью. Эмоциональная оценка жажды субъективна, т. е. индивидуальна. Однако последствия дегидратации и повышения осмотического давления жидкостей внутренней среды объективно реальны и потенциально катастрофичны (рис. 57).

Естественно, что описание эмоции жажды базируется, главным образом, на наблюдениях и экспериментах, выполненных на человеке. Однако нет оснований считать ощущения жажды видотипичной эмоцией. Жажда как эмоция базируется на

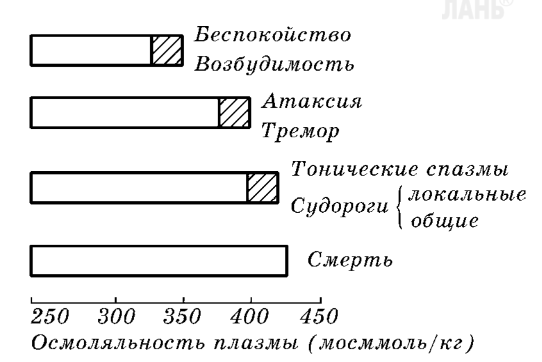


Рис. 57
Осмоляльность крови и этологические реакции животного на ее возрастание

витальной потребности в воде, которая свойственна всем животным организмам, ведущим сухопутный образ жизни, независимо от их эволюционного положения.

Вполне объяснимо желание исследователей подвергнуть количественной оценке такую сильную мотивацию поведения, как желание удовлетворить чувство жажды. Б. Д. Ролс и Э. Т. Ролс разработали 10-балльную шкалу оценки силы жажды[37].

Критерием силы жажды служили ощущения людей после 24-часового водного голодания, которые определяли методом опроса. Испытуемым дали возможность утолить жажду и ответить на следующие вопросы:

- какова в данный момент степень жажды;
- какова степень сухости в ротовой полости;
- каковы ощущения в полости рта (обычное — крайне неприятные);
- насколько приятно пить воду в данный момент (неприятно — очень приятно);
- какова степень наполнения желудка в данный момент (не наполнен — переполнен).

Все участвовавшие в эксперименте были единодушны в том, что жажда — крайне неприятное ощущение и состояние. Она приводит организм в столь дискомфортное состояние, что выход из него не имеет альтернативных решений. Желание только одно — найти и выпить воду. Утоление жажды создает исключительно приятные ощущения.

Исследования показали, что исчезновение неприятных ощущений при удовлетворении жажды происходит очень быстро. Состояние дискомфорта у человека резко снижается уже через 2,5 минуты после начала приема воды. Также быстро пьют и насыщаются водой обезьяны. Основную часть необходимой воды эти животные поглощают за 2–3 минуты. Через 5 минут

[37] *Ролс Б. Д., Ролс Э. Т.* Жажда. М., 1984.

у них наступает полное насыщение. Похожий алгоритм удовлетворения жажды характерен для собак.

Лабораторная крыса относится к животным, которые пьют медленно. Они потребляют воду путем лакания с постоянным ритмом около 7 раз в 1 секунду. Продолжительность потребления воды у крысы колеблется от 30 секунд до 5 минут. Крыса потребляет основную часть воды ночью независимо от режима кормления животных.

Клеточная дегидратация для большинства животных служит наиболее важным физиологическим изменением в организме, стимулирующим питьевое поведение. Экспериментальные доказательства этого тезиса имеются для крыс, собак, кошек, обезьян.

Жажда сопровождается нарастанием процессов возбуждения в центральной нервной системе, которые, в свою очередь, приводят к повышению мышечной активности. Единственным исключением из этого правила являются животные аридной зоны, жажда у которых сопровождается снижением мышечной активности. Кроме того, животные, адаптированные к жизни в засушливых условиях, при хроническом дефиците воды понижают основной обмен, перестают питаться, в предельных случаях впадают в летнюю спячку.

Степень толерантности к дефициту воды у разных видов и экологических популяций животных неодинакова. Например, мелкий рогатый скот даже в умеренном климате демонстрирует высокую терпимость к недостатку воды. На пастбище козы и овцы могут обходиться без питьевой воды. У курдючных и каракульских пород овец Средней Азии толерантность к жажде еще выше. Они несколько суток обходятся без питьевой воды на выжженном скудном пастбище при дневной температуре воздуха в тени более +40°С.

Крупный рогатый скот, и в первую очередь лактирующие коровы, даже при содержании на пастбище с сочной травой три раза и более подходят к источнику питьевой воды.

Не отличаются большой терпимостью к жажде и такие домашние животные, как собаки. Усиленный прием воды у них провоцируется не только ее дефицитом в организме, но и высокой температурой воздуха.

В отличие от собак, кошки не чувствительны к высоким температурам окружающей среды. Более того, за ними водится привычка устраиваться на отдых в очень теплых местах (отопительные приборы, капот автомобиля, подоконники на солнечной стороне и пр.), где температура воздуха и поверхности предметов существенно выходит за пределы зоны температурного комфорта других видов животных. Наблюдения показали, что домашние кошки часто устраиваются на отдых на радиаторах парового отопления, температура поверхности которых составляет около +60°С, и не испытывают при этом жажды или дискомфорта.

И собаки, и кошки пьют воду при помощи языка — лакают. При внешней схожести процесса лакания у этих животных механизм захвата воды языком различен. Собака совершает языком хватательные движения, загибая его кончик вниз и назад. Движения языка собаки, по существу, представляют собой удары по воде с последующим забросом порций воды в ротовую полость. Техника лакания у кошки иная. Кошка при погружении языка в воду изгибает его вверх и назад, образуя своеобразный черпачок, которым вода транспортируется без потерь в ротовую полость. Наличие множества роговых сосочков на языке кошки, которые как бы впитывают воду, делает лакание еще более эффективным процессом. Кошка лакает аккуратно: ее мордочка (за исключением длинных усов — вибрисс) даже при приеме молока или кефира остается чистой. Собака за счет ударных движений языка по жидкости и ее забрасывания в ротовую полость теряет много потребляемой жидкости. Разница

между кошкой и собакой особенно наглядно проявляется при приеме окрашенных жидкостей, например молока. После этого кошка остается чистой, а собаке приходится долго заниматься грумингом, вылизывая морду, грудь и передние конечности, чтобы пребывать в комфортном состоянии.

Уникальная толерантность к отсутствию питьевой воды у таких аборигенов пустынь, как кенгуровая крыса, песчанки, верблюды, не всегда имеет научное объяснение. Кенгуровая крыса и некоторые виды песчанок в своей естественной среде обитания по несколько месяцев не видят воды. Рабочий верблюд выдерживает отсутствие питьевой воды на протяжении 2–3 недель без признаков болезненного состояния и незначительной потере работоспособности.

Последние примеры — исключение. Общее правило таково. Для большинства видов и экологических групп животных *жажда — это тяжело переносимое состояние, которое формирует сильнейшую поведенческую доминанту.* Именно по этой причине тема жажды включена для обсуждения в раздел, посвященный эмоциям.

Жажда возникает на фоне дегидратации организма животного, т. е. за счет потерь воды протоплазмой клеток и потерь внеклеточной жидкости. Это есть не что иное, как существенное изменение гомеостаза. Исследования, выполненные на 4 видах животных, показали, что при жажде происходят специфические изменения метаболических процессов (табл. 7).

Таблица 7

Изменения состава плазмы крови под влиянием водного голодания

Показатель	Крыса	Собака	Обезьяна	Человек
Осмоляльность, мосммоль/кг H_2O				
контроль	300	299	299	282
водное голодание	306	310	311	291
Натрий, мэкв/л				
контроль	139	147	143	140
водное голодание	139	154	149	143
Гематокрит, %				
контроль	42	42	37	47
водное голодание	46	47	36	48
Белок плазмы, %				
контроль	7,5	5,5	7,1	7,3
водное голодание	7,8	6,1	7,4	7,7

Как следует из таблицы и других источников, жажда — с позиций гомеостаза — явление универсальное. У разных видов животных при жажде в плазме наблюдаются однотипные изменения констант. При водном голодании нарастает общая осмоляльность плазмы крови. Это происходит по причине концентрирования солей натрия в крови и других жидкостях организма. При водном голодании отмечается и рост онкотического давления, поскольку увеличивается концентрация плазменных белков. Последнее явление, скорее всего, выступает как защитная реакция на дегидратацию организма. Ведь хорошо известно, что катаболизм белков сопровождается дезаминированием аминокислот и экскрецией аммиака и мочевины. Азотсодержащие катаболиты обладают высокой токсичностью. Поэтому для их безопасного выделения из организма требуется большой объем разбавителя, роль которого выполняет вода. Показательно, что в пустыне хорошо адаптированные аборигены при дефиците воды отказываются от приема белковой пищи. Подспудно животные аридной зоны таким способом экономят воду, избавляя организм от необходимости расходовать воду на обслуживание процессов катаболизма белка.

ТЕОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖАЖДЫ

Любой физиологический процесс, включая механизм жажды, развивается под влиянием нейро-гуморальных регулирующих процессов. Однако прежде чем это стало ясно, исследователи поломали немало копий.

Первую попытку объяснить этиологию жажды предприняли ученые Древней Греции, которые увязывали жажду *с сухостью ротовой полости*. Для того времени это была аргументированная точка зрения. Действительно, жажда всегда сопровождается сухостью в ротовой полости и глотке. Увлажнение слизистых оболочек обеспечивает слюна.

Позже возникло вполне логичное предположение о связи жажды с активностью слюнных желез.

Современные исследования животных и человека с проблемами слюнных желез, действительно, указывают на существование положительной корреляции гипофункции слюнных желез с развитием жажды.

Однако у клиницистов имеются наблюдения и прямо противоположного характера. В ряде случаев сухость в ротовой полости, развивающаяся в результате дисфункции слюнных желез, не сопровождается ощущением жажды.

Экспериментальное удаление слюнных желез у крыс и собак приводит к развитию сухости во рту, но не влияет на общее потребление воды. Аналогичные наблюдения имеются и у врачей. После хирургического удаления и лучевого поражения слюнных желез у пациентов развивается сухость во рту. Однако они ограничиваются полосканием ротовой полости и не увеличивают потребление воды. Таким образом, сухость во рту при обычных температурных условиях сама по себе не вызывает ощущения жажды.

Несостоятельность теории сухости во рту подчеркивается и тем, что только орошение слизистых оболочек ротовой полости при жажде саму жажду не устраняет.

К. Бернар в 1856 г. провел опыт, который стал классическим доказательством неоральной этиологии жажды. В своих экспериментах с мнимым поением ученый использовал эзофаготомированных собак и лошадей. После предварительной экспериментальной водной депривации оперированные животные получали неограниченный доступ к питьевой воде. Эзофаготомированные животные пили долго и много, но утолить жажду животные были не в состоянии. В опытах К. Бернара животные имели возможность устранить сухость в ротовой полости. Однако обильное и длительное увлажнение слизистых оболочек ротовой полости жажду не устраняло.

Жажда и прием воды у эзофаготомированных животных прекращались после того, как через фистулу в дистальном конце перерезанного пищевода желудок заполняли водой. Позже подобные эксперименты были повторены на других видах животных — крысах и обезьянах — с тем же результатом. Эффект мнимого питья изучен и на людях, у которых по разным причинам (травмы, лучевая терапия, хирургические показания) отсутствовал участок пищевода. В результате накопилось огромное количество свидетельств и сложилось стойкое убеждение в том, что сухость рта не является первопричиной жажды, хотя имеет к этому явлению определенное отношение.

Параллельно с развитием теории сухости ротовой полости накапливались данные в пользу *теории нервного происхождения жажды*. Врачи-клиницисты периодически сообщали о случаях патологий головного мозга (травмы, опухоли, воспалительные процессы) у пациентов с неукротимой жаждой. Эти наблюдения послужили основанием для предположений о наличии центров жажды в головном мозге. В середине 1950-х гг. было экспериментально доказано, что нервные центры жажды существуют и располагаются в передней части гипоталамуса. Разрушение (двустороннее) преоптической зоны гипоталамуса обуславливает *адипсию* и афагию у лабораторных животных.

Электростимуляция латерального гипоталамуса интактных крыс дает прямо противоположный экстирпации эффект: неконтролируемое потребление воды и корма.

Некоторое время оставалось неясным, существует ли единый центр голода и жажды или же в гипоталамусе имеются два самостоятельных раздельно функционирующих центра регуляции потребления воды и приема пищи.

Для выяснения этой задачи исследователи применили метод внутримозговых инъекций. Реакции животных на введение в латеральный гипоталамус или его преоптическую зону гипертонического раствора хлорида натрия были различными. Раздражение преоптических ядер гипоталамуса провоцировало у животных жажду и потребность ее удовлетворения. Инъекции поваренной соли в латеральный гипоталамус усиливали как потребление корма, так и прием воды.

Применение метода вживления микроэлектродов в мозг и регистрации отведенных потенциалов внесло еще большую ясность в происхождение эмоции жажды. Было установлено, что прием воды регулирует несколько групп нейронов переднего гипоталамуса. Стало очевидным и то, что возбуждение центра голода латерального гипоталамуса также стимулирует прием воды.

Экспериментальные исследования доказали, что нервная регуляция жажды сложна и имеет многоуровневую архитектуру. Помимо гипоталамуса, прием воды регулируют и другие отделы мозга. Показана причастность лимбической системы мозга к возникновению жажды. Так, разрушение миндалин у кошек, собак и крыс сопровождается изменением питьевого поведения животных. Разрушение перегородки лимбической системы приводит к избыточному потреблению воды и в целом к неадекватному питьевому поведению животных. Считается, что перегородка оказывает тормозящее влияние на нервные центры гипоталамуса, стимулирующие прием воды. Доказана причастность к механизму жажды и таких структур, входящих в состав лимбической системы, как гиппокамп, ядра среднего мозга, передний таламус. Имеются доказательства причастности к механизму формирования ощущения жажды и отдельных участков коры больших полушарий.

ТОПОГРАФИЯ ОСМОРЕЦЕПТОРОВ

К настоящему моменту накоплен большой экспериментальный материал, который позволяет констатировать наличие у животных и человека центральных и периферических рецепторов, которые приходят в состояние возбуждения под влиянием растворов с высоким осмотическим давлением. Их раздражение сопряжено с возбуждением определенных структур головного мозга и вызывает соответствующие изменения питьевого поведения у животных.

Центральные осморецепторы. Перфузия сонных артерий собак гипертоническим раствором стимулирует дополнительное потребление животными воды в отсутствии физиологической потребности в ней. Одинаковый поведенческий ответ животного наблюдается как при введении растворов с высокой осмоляльностью (нефизиологической), так и растворов, осмоляльность которых не выходит за границы физиологических колебаний осмоляльности крови. Последнее убеждает в том, что перфузат воспринимается структурами головного мозга не только как неспецифический физико-химический раздражитель, вызывающий дегидратацию клеток. Физиологический раствор как перфузат представляет собой раздражитель адекватной модальности, ориентированный на рецепцию строго определенными чувствительными нейронами (центральными осморецепторами).

Последнее заключение подтверждают опыты на разных видах животных. Гипертонический раствор хлористого натрия вводили в область преоптического ядра крысам и кроликам. Поведенческая реакция животных была специфична и выражалась в усилении приема воды. Наличие

центральных рецепторов именно осморецепции, а не рецепторов к натрию, подтверждает то, что потребление воды животными стимулируют и другие гипертонические растворы, например раствор сахарозы (но не мочевины, которая быстро проникает в нервные клетки в любом участке клеточной мембраны).

Электростимуляция преоптической зоны и латерального гипоталамуса всегда вызывает усиленный прием воды. Но разрушение этих участков мозга не во всех случаях и не у всех видов животных тормозит потребление воды. Эти наблюдения дают основание для того, чтобы говорить о наличии центральных осморецепторов двух типов. Одни стимулируют срочное питьевое поведение через активацию структур лимбической системы. Другие центральные осморецепторы вызывают активизацию нейросекреторного аппарата. В частности, в ответ на их возбуждение гипоталамус секретирует дополнительные количества антидиуретического гормона, который в составе секретов нейрогипофиза выбрасывается в кровь и рецепируется почками. Гуморальное звено регуляции водного баланса организма животного протекает с меньшей скоростью по сравнению с нервной регуляцией, что отражается на изменении поведения животных с некоторым запозданием после возбуждения центральных осморецепторов.

Метод отведенных потенциалов на кошках и крысах показал, что функцию осморецепторов выполняют определенные нервные клетки в составе преоптической зоны и супраоптических ядер гипоталамуса (рис. 58).

Результаты опытов на крысах, кошках, собаках, овцах и обезьянах с применением разных методических приемов позволяют с уверенностью говорить о наличии нейронов с функцией осморецепции на довольно большом участке переднего гипоталамуса вплоть до zona incerta.

Периферические осморецепторы. Выше отмечалось, что орошение водой ротовой полости на некоторое время снижает остроту жажды. На этом основано действие газированных освежительных напитков. Насыщенная углекислым газом жидкость раздражает *рецепторы ротовой полости и глотки.* За счет возникающей афферентации, поступающей в таламус и далее в структуры лимбической системы, уровень эмоционального возбуждения при дегидратации на некоторое время снижается. Поскольку при этом не изменяется осмоляльность внутренней среды организма,

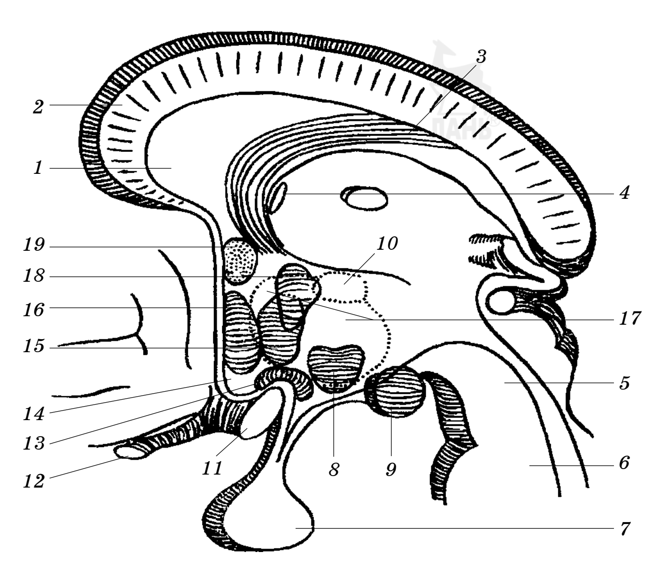


Рис. 58
Центральные структуры, имеющие отношение к формированию чувства жажды:

1 — область перегородки; *2* — мозолистое тело; *3* — свод; *4* — субфорникальный орган; *5* — средний мозг; *6* — мост; *7* — гипофиз; *8* — винтромедиальное ядро гипоталамуса; *9* — сосцевидное тело; *10* — zona incerta; *11* — зрительный перекрест; *12* — зрительный нерв; *13* — супраоптическое ядро; *14* — сосудистый орган конечной пластинки; *15* — передняя гипоталамическая область; *16* — преоптическое ядро; *17* — латеральная гипоталамическая область; *18* — паравентрикулярное ядро; *19* — передняя комиссура.

то довольно скоро ощущение жажды развивается с новой силой.

Долгое время считали, что *желудок* является органом, который регулирует количество выпитой воды. Данное суждение базировалось на субъективных ощущениях человека, испытывающего жажду и получающего возможность насытиться водой. Однако исследования на животных с фистулой желудка показали, что субъективные ощущения не являются лучшими критериями истины.

Введение через фистулу в желудок крыс, хомяков и морских свинок (но не собак) воды после продолжительного ограничения питья приводит к прекращению приема воды. Такую же поведенческую реакцию животных с жаждой можно получить путем раздувания желудка воздухом или его заполнением гипертоническим раствором хлорида натрия у этих животных. При заполнении желудка водой у обезьян с жаждой питьевое поведение прекращается. Однако если воду через фистулу желудка слить сразу после прекращения потребления воды, питьевая реакция возобновляется с прежней силой.

Роль растяжения желудка в ингибировании приема воды подтверждена и методом ваготомии. При перерезке блуждающего нерва растяжение желудка любым способом не влияет на питьевое поведение животных с жаждой.

Переполнение желудка как фактор сдерживания питьевого поведения имеет место и у человека. У человека эмоция жажды купируется при интенсивном питье и растяжении желудка задолго до того, как осмоляльность крови и других жидкостей приходит в норму. Однако есть аргументы против того, чтобы считать растяжение желудка универсальным и общебиологическим регулятором питьевого поведения. Растяжение желудка у собак лишь частично тормозит питьевое поведение при жажде.

Тонкий отдел кишечника рассматривается как еще один уровень периферической осморегуляции. Переполнение двенадцатиперстной кишки водой приостанавливает питьевое поведение у собак и обезьян при экспериментальной жажде. В опытах на животных с фистулой двенадцатиперстной кишки показано, что заполнение только ее проксимальной части с последующим опорожнением через фистулу не приводит к прекращению приема воды. Осморецепторы локализованы в дистальной части двенадцатиперстной кишки и в тощей кишке. При экспериментальном заполнении тонкой кишки водой мнимое поение эзофаготомированных собак прекращается при пустом (не растянутом) желудке (рис. 59).

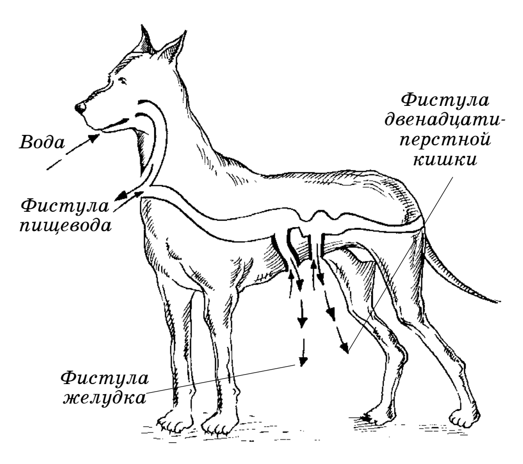


Рис. 59
Схема мнимого поения собаки

Такая этологическая реакция собак является особенностью только этого вида животных. Мнимое поение обезьян с канюлей двенадцатиперстной кишки показывает, что у приматов растяжение желудка выступает как более существенный фактор подавления питьевой активности, чем растяжения тонкой кишки. Для насыщения растяжение только кишечника недостаточно у обезьян. Необходимо, чтобы вода в тонкий отдел кишечника поступала небольшими порциями из переполненного желудка. Только в этом случае томимые жаждой обезьяны прекращали потреблять воду.

Следует отметить, что видовые особенности удовлетворения жажды связаны с особенностями заполнения желудка водой при питье. Собака пьет хоть и быстро, но мелкими порциями. Вода в ее желудке задерживается ненадолго. Она довольно быстро эвакуируется из желудка в двенадцатиперстную кишку. Фактически в нормальных условиях у собаки не бывает растяжения желудка при питье. Поэтому и экспериментальное растяжение желудка у собак не купирует прием воды при чувстве жажды.

У разных видов животных одинаково значимыми с точки зрения регулирования питьевого поведения являются *осморецепторы портальной ситемы.* Введение гиперосмотических растворов непосредственно в портальную вену сопровождается интенсивным приемом воды. Под влиянием растворов с высоким осмотическим давлением повышается электрическая активность ряда афферентных волокон ветвей вагуса, обслуживающих портальную систему. Возникающая афферентация устремляется в гипоталамус, который через лимбическую систему запускает питьевое поведение.

Не исключено, что именно осморецепторы портальной системы формируют чувство насыщения при потреблении воды. Это предположение базируется на результатах специальных опытов. Как уже отмечалось, собаки быстро удовлетворяют жажду. Эти животные пьют жадно и быстро. Уже через 2–3 минуты прием воды прекращается. Использование радиоактивной воды в опытах на собаках показало, что именно через 2–3 минуты после начала приема воды в крови портальной вены собаки появляется радиоактивная метка.

Сердечные рецепторы жажды. Изменение давления крови в полостях сердца, коронарных сосудах, а также крупных приносящих и выносящих сосудах влияет на потребление воды. Однако до конца не ясно место локализации *рецепторов жажды в сердце* и около него.

Тем не менее опыты на собаках свидетельствуют, что введение баллона в заднюю полую вену приводит к уменьшению просвета сосуда и снижению давления крови *в правом желудочке*. В ответ на эту манипуляцию подопытная собака начинает жадно пить воду, хотя физиологической потребности в ней в условиях эксперимента нет (осмоляльность крови соответствует норме). Причем описана высокая положительная корреляция между степенью падения давления в правом желудочке и количеством выпитой воды. Интересно, что и концентрация гормона почек ренина при этом нарастает, т. е. в условиях данного опыта активизируется *ренин-ангиотензинная система* сбережения воды в организме собаки. Здесь будет уместным и замечание о том, что введение собаке ингибиторов ангиотензина, например саралазина, подавляет питьевое поведение животного. Это свидетельствует о том, что нервные влияния от сердца при регуляции водного баланса имеют сложную основу с привлечением гуморальных механизмов регуляции.

Похожие этологические наблюдения получены в опытах с введением баллона в *легочную вену*. Однако обращает на себя внимание то, что в зависимости от глубины продвижения баллона в направлении к сердцу реакция собаки может измениться на прямо противоположную. Так, *давление баллона на пограничную зону между легочной веной и сердцем и глубже купирует питьевое поведение* собак с экспериментально вызванной жаждой. Такая реакция животного поддается физиологической логике: давление на рецепторный аппарат сердца — это сигнал его переполнения кровью. В такой ситуации увеличение объема циркулирующей в организме крови за счет дополнительного приема воды не имеет смысла и даже вредно.

С другой стороны, описанные манипуляции с баллончиком в приносящих кровь к сердцу сосудах указывает на наличие в этих сосудах рецепторного аппарата, регулирующего прием воды (см. рис. 60).

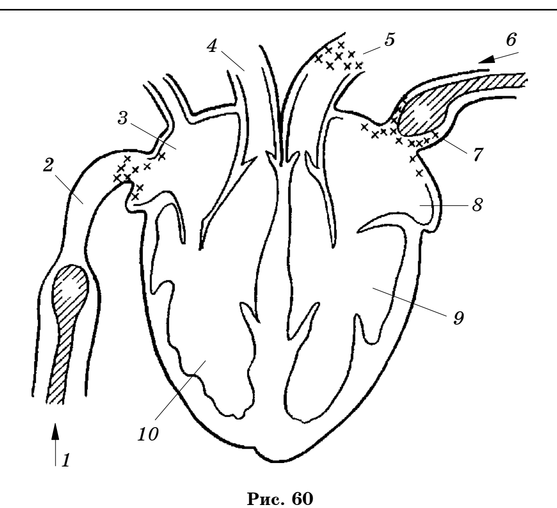


Рис. 60
Топография рецепторов, отвечающих за сердечную регуляцию питьевого поведения животных (отмечены крестиками):

1 — кровь от нижней части тела; *2* — нижняя полая вена; *3* — правое предсердие; *4* — легочная артерия; *5* — аорта; *6* — кровь от легких; *7* — легочная вена; *8* — левое предсердие; *9* — левый желудочек; *10* — правый желудочек.

Рецептивное поле питьевого поведения имеется и в дуге аорты.

Гуморальная составляющая системы регуляции водного баланса, так же как и нервная регуляция, сложна и многоступенчата. Она вовлекает в процесс регуляции приема воды такие биологически активные вещества, как антидиуретический гормон, уже упоминавшийся ренин почек, ангиотензин-2, альдостерон, простагландины ПГЕ$_1$ и ПГЕ$_2$, а также аденозин, дофамин и др.

Антидиуретический гормон (или вазопрессин), по последним данным, образуется нейросекреторными клетками супраоптического и паравентрикулярного ядра гипоталамуса. Вазопрессин по гипоталамо-гипофизарному тракту поступает в нейрогипофиз, а затем выбрасывается в кровяное русло и направляется в почки. Вазопрессин регулирует скорость обратного всасывания воды (реабсорбцию) в прямых каналах нефронов почек. Выброс антидиуретического гормона в кровь приводит к концентрированию мочи, т. е. к удержанию воды в плазме крови. При снижении концентрации вазопрессина в крови усиливается фильтрация воды из притекающей в почки крови, т. е. происходит потеря воды. При гипосекреции вазопрессина имеет место дегидратация организма, а при гиперсекреции — развивается отечность.

Активность нейросекреторных клеток гипоталамуса зависит от возбудимости осморецепторного аппарата латеральных зон и супраоптических ядер переднего гипоталамуса. Следовательно, гуморальное звено регуляции жажды включается высокой осмоляльностью притекающей к головному мозгу крови. Антидиуретический гормон прямо не влияет на питьевое поведение, но он участвует в формировании потребности животного в воде, на основе которой формируется питьевая доминанта.

Капиллярную систему клубочка нефрона окружают юкстагломерулярные клетки с паракринной функцией. Их секрет — гормон ренин (не путать с ферментом желудочного сока реннином) — регулирует диурез. Интенсивность секреции ренина изменяется под влиянием нескольких причин. Во-первых, снижение интенсивности местного кровотока (скорости и давления крови) стимулирует паракринную активность юкстагломерулярного комплекса. Во-вторых, падение концентрации натрия в протекающей через капилляры клубеньковой системы крови также усиливает секрецию ренина. И наконец, стимулирует юкстагломерулярную секрецию и симпатическая электрическая активность нервов, иннервирующих почки. Схематично действие ренина на процесс формирования мочи можно изобразить следующим образом (рис. 61).

Ренин в комплексе с компонентами плазмы крови стимулирует трансформацию ангиотензина-1 в ангиотензин-2. Последний имеет высокую специфическую активность по отношению к нефрону.

Ангиотензин-2 усиливает избирательную фильтрацию Na^+ из крови, т. е. концентрирует мочу. Ангиотензин-2 способен, помимо этого, изменить кровяное дав-

ление в почечных капиллярах с целью торможения фильтрации воды из плазмы крови. Ангиотензин-2 имеет и непрямые влияния на диурез. Так, он стимулирует выделение в кровь вазопрессина задней долей гипофиза, а также регулирует интенсивность всасывания воды и натрия в желудочно-кишечном тракте. Кроме того, ангиотензин-2 действует на нейроны супраоптического ядра переднего гипоталамуса и усиливает чувство жажды с последующей активацией питьевого поведения. Таким образом, ангиотензин-2 влияет на водно-солевой гомеостаз путем включения функциональной системы с внешним звеном регуляции. Фактически благодаря ангиотензину-2 организм мобилизует все свои резервы для восстановления водного баланса.

ОНТОГЕНЕЗ ЖАЖДЫ

У новорожденных в силу недоразвития ЦНС эмоции отсутствуют либо находятся в зачаточном состоянии. И в этом отношении жажда как одна из эмоций не является исключением. В первые дни жизни новорожденные млекопитающих не испытывают недостатка в воде или минеральных веществах. Они получают с молозивом, а затем с молоком не только полноценный по белкам, жирам, углеводам и витаминам рацион, но и рацион, насыщенный водой и солями. У новорожденных нет механизма осморегуляции из-за его ненадобности. Потребность в осморегуляции возникает позже, когда детеныш начинает потреблять дополнительные корма, в связи с чем развивается дисбаланс сухого вещества и воды или солей и воды.

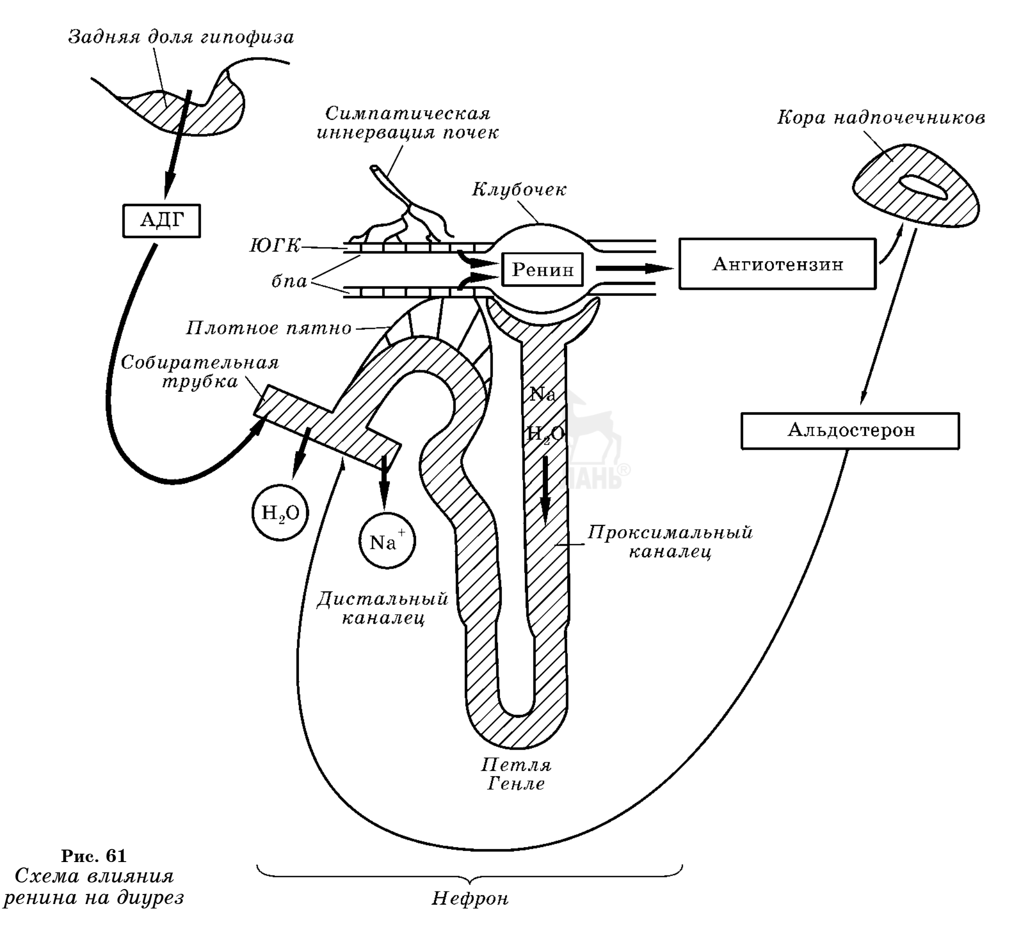


Рис. 61
Схема влияния ренина на диурез

Логично предположить, что именно *к моменту отъема детенышей и переходу на питание пищей, свойственной взрослым животным, формируется механизм регуляции водно-солевого равновесия и появляется в соответствующих обстоятельствах чувство жажды.* Так ли это на самом деле?

Проблема хорошо изучена на лабораторной крысе. Некоторые выводы, сделанные на основании результатов опытов на крысах, могут быть перенесены и на другие виды животных. Продолжительность лактации у самок лабораторной крысы не превышает двух недель. Но механизм регуляции водного баланса у крысят формируется значительно раньше двухнедельного возраста. Уже на второй день жизни крысята начинают лакать воду в ответ на экспериментально спровоцированную клеточную дегидратацию путем подкожной инъекции гипертонического раствора хлористого натрия. Подкожное введение крысятам этиленгликоля для повышения осмотического давления внутренней среды также компенсируется дополнительным потреблением воды. С этой нагрузкой крысята справляются начиная с 4-го дня жизни. В этом же возрасте у них формируется этологическая реактивность и на введение в мозг гормона ангиотензина.

Таким образом, поведенческие реакции компенсации недостатка воды и, следовательно, удовлетворения жажды у крыс развиваются значительно раньше, чем это им необходимо в реальных условиях жизни при питании материнским молоком.

В раннем постнатальном периоде у крыс закладываются многие стереотипы поведения, включая питьевое поведение. Крысы, не испытавшие чувства жажды в молочный период, в более зрелом возрасте потребляют меньше воды после экспериментальной дегидратации. Крысята, которым преднамеренно сократили подсосный период и вынудили в раннем возрасте пить много воды, в зрелом возрасте потребляют больше воды по сравнению с контрольными сверстниками.

Материнское молоко для детенышей является источником как питательных веществ, так и воды. Но потребление молока в подсосный период регулируется чувством голода, а не чувством жажды. До двухнедельного возраста искусственная дегидратация крысят не влияет на количество потребляемого ими молока. В возрасте старше двух недель реакция на гидратацию меняется. Как и взрослые животные, детеныши снижают потребление пищи (материнского молока).

Обсуждаемая проблема — онтогенез жажды — имеет большое практическое значение. В животноводстве (скотоводство, свиноводство) широко практикуется ранний отъем молодняка с последующим переводом животных на заменители молока. Поэтому при обосновании ранних сроков отъема молодняка должны быть учтены и такие особенности телят, поросят и других животных, как их способность к регуляции водно-солевого гомеостаза. Это важно прежде всего при выращивании ремонтного и племенного поголовья. Просчеты в выборе сроков отъема и в рецептуре заменителей чреваты большими экономическими потерями как при искусственном выкармливании молодняка, так и впоследствии.

Связь между приемом корма и приемом воды. Все, кто содержал животных, знают, что кормление животных сопряжено с поением. Прием корма повышает осмоляльность плазмы крови, так как любой корм содержит белок и натрий. На ограниченной по белку и по натрию диете животные выпивают меньше воды. При полном голодании происходит резкое сокращение приема воды.

Тем не менее, более внимательное наблюдение за животными свидетельствует, что животные при кормлении начинают потреблять воду задолго до того, как нутриенты пищи становятся доступными для всасывания в кровь, т. е. животные начи-

нают пить до того, как произойдут изменения осмоляльности крови.

Этому явлению имеются два объяснения. Во-первых, сухие корма стимулируют потребление воды за счет возбуждения орофарингального рецепторного комплекса. Так, при свободном доступе к сухому корму и воде крысы треть необходимой воды выпивают в процессе приема корма. Остальные две трети воды выпиваются позже.

Наблюдения за собаками при свободном доступе к пище и воде показали, что эти животные потребляют небольшое количество воды непосредственно перед кормлением и в процессе поедания пищи. Это не связано с механизмом проглатывания: речь идет о кормлении собак влажной мешанкой. Следовательно, регуляция потребления воды в описанной ситуации имеет сугубо рефлекторную природу.

Крупный рогатый скот на зимнем рационе, в состав которого входит сено, силос, корнеплоды и комбикорм, также пьют небольшие количества воды в процессе потребления корма. Но больше 50% суточного водного рациона животные выпивают в промежутках между кормлениями.

В пользу рефлекторного характера регуляции приема воды при кормлении животных свидетельствуют и результаты опытов с температурным воздействием на них. В опытах на крысах показано, что питьевая вода с низкой температурой быстрее насыщает животных. Теплой воды в тех же условиях животные выпивают больше. Эта закономерность описана и у других видов животных: собак, кошек, коз, крупного рогатого скота, свиней.

Во-вторых, при регулярном кормлении животных сухими кормами у них вырабатывается условный рефлекс питья предупредительного характера на раздачу корма, т. е. имеет место прием воды с отсроченным гомеостатирующим эффектом. У собак условно-рефлекторное предупредительное питье вырабатывается и на горячий корм.

Таким образом, питьевое поведение животных является не только результатом эмоционально окрашенных сдвигов водно-солевого гомеостаза (жажды), но и простых рефлекторных (условных и безусловных) реакций.

4.2. ГОЛОД

Чувство голода является одной из главных мотиваций поведения животных. Эмоциональную окраску приобретают лишь биологически очень важные потребности. Биологическое назначение эмоции голода заключается в том, чтобы срочно и гипертрофированно сообщить о пищевой потребности и своевременно построить программу пищедобывания.

Пищевое поведение у диких животных базируется на очень стойкой доминанте. Голод подавляет большинство видов активности. Так же, как и у жажды, у голода нет альтернативы. Голод должен быть удовлетворен за счет кормодобывающей активности и потребления корма. Никакая другая поведенческая активность не может компенсировать голод. Голодные животные мобилизуют весь свой жизненный опыт (врожденные и приобретенные навыки) для добывания пищи. При этом наблюдаются самые различные локомоции — от поедания собственного кала до сложных орудийных действий.

В период поиска пищи животные идут на большие жертвы и энерготраты. Рыбы, птицы, млекопитающие совершают продолжительные и опасные миграции, выдержать которые удается не всем. Однако основная часть стаи, стада или популяции все же достигает своей цели и удовлетворяет чувство голода.

В животном мире проявляются разнообразные стратегии пищевого поведения. Животные заняли самые разные экологические ниши и в процессе эволюции приобрели адаптивные механизмы для использования органических веществ различного

состава. Некоторые животные имеют приспособления для питания такими, казалось бы, несъедобными веществами, как целлюлоза (травоядные млекопитающие, саранча, термиты и др.), хитин (рыбы, насекомоядные птицы), шерсть (моль). Другие животные используют в питании вещества, которые не являются нутриентами, т. е. не имеют в широком смысле питательной ценности. Например, жвачные используют мочевину, аммонийные соли для синтеза белков собственного тела.

Пищевое поведение является одной из самых интересных форм поведения животных. Поэтому люди так стремятся покормить животных в зоопарке или понаблюдать за тем, как едят их домашние питомцы. Очевидно, что потребление пищи доставляет животным большое удовольствие. А чувство сытости радикальным образом изменяет их дальнейшее поведение. Животные снижают уровень общей активности, становятся менее агрессивными. У них возрастает уровень терпимости к себе подобным и представителям других видов.

Пищевое поведение не нуждается в серьезном научении и созревании, как в случае с другими видами активности. Сразу после рождения детеныш проявляет достаточные для его возраста навыки пищевого поведения. Детеныши млекопитающих готовы сосать с первых минут жизни. Не менее искусно потребляют пищу и только что вылупившиеся цыплята, гусята или утята. Птенцы незрелорождаемых видов хоть и не могут самостоятельно клевать пищу, как, скажем, цыплята, но сразу после вылупления ловко раскрывают рты. Так, птенцы домового воробья, скворца, грача раскрывают рот при легком сотрясении их гнезда. Это происходит, когда в гнездо возвращаются с кормом родители. У других видов птиц иной пусковой механизм приема корма птенцами. Родители птенцов черного дятла прикасаются своим клювом к клюву птенца. Только после этого птенец раскрывает рот.

Большие различия в пищевом поведении характерны не только для представителей разных видов, занимающих разные экологические ниши. У этологически близких видов пищевое поведение также специфично. Оно может оказывать неодинаковое влияние на среду обитания. Так, стадо коров при невысокой плотности скорее улучшает состояние пастбища, чем наносит ему ущерб. Корова шагает широко и практически не вытаптывает траву. Крупный рогатый скот обрывает только верхнюю часть травы, чем стимулирует кущение злаков и рост боковых побегов у других травянистых растений.

А вот после выпаса овец пастбище требует времени на восстановление. Причин здесь несколько. Во-первых, овцы перемещаются по пастбищу плотной группой и своими острыми узкими копытами повреждают растения. Во-вторых, они срезают резцами (у крупного рогатого скота резцы отсутствуют) растение полностью, включая точку роста, т. е. они выгрызают растение целиком.

Коровы и овцы проявляют большую избирательность на пастбище, едят не все растения подряд. Первые предпочитают сочную траву, а овцы отдают предпочтение более сухим пастбищным растениям.

Другая этологически схожая пара (потенциальные хищники) — собаки и кошки — тоже при внимательном рассмотрении демонстрируют разную технику поедания корма. Собаки хватают резцами большие куски, которые они просто сдавливают без пережевывания перед проглатыванием. Хрящи и кости собаки подвергают грубому дроблению с помощью моляров. Но даже при этом собаки не оставляют попыток проглотить крупные куски целиком.

Кошки отдают предпочтение мелким кускам корма, которые они к тому же подвергают тщательному измельчению, независимо от консистенции корма. Интересно, что моляры кошек выглядят совершенно непригодными для жевания. Они имеют

игольчатую форму с острыми вершинами. Тем не менее кошки тщательно и долго пережевывают даже относительно мягкую и влажную пищу — мясо, творог, хлеб.

Лошади имеют очень чувствительные губы. Поэтому при приеме корма животные подвергают его тонкой тактильной оценке — сортировке. Если перемешать овес с гвоздями, то лошадь при наличии у нее сильной пищевой мотивации произведет тончайшую сортировку смеси так, что после кормления в кормушке останутся одни посторонние предметы.

Исследователей поведения животных, помимо локомоций и секреторных реакций при голоде, всегда занимал вопрос о внутренних побудительных механизмах пищевого поведения. В современном представлении голод есть результат изменений, происходящих в животном организме и дестабилизирующих гомеостаз. Изменение физических и химических констант внутренней среды приводит к изменениям в состоянии центральной нервной системы с чувственной окраской (эмоция), которые и принято называть голодом.

Специалисты разделяют понятия «голод» и «аппетит». У. Кеннон, вероятно, первым не только разделил эти понятия, но и дал им научное определение. По У. Кеннону, *аппетит — это состояние психики, ориентированное на потребление пищи определенного рода и в определенной обстановке*. Явление аппетита субъективно и наиболее изучено у человека. Исследования аппетита проводятся методом опроса пациентов. Доказано, что аппетит возникает избирательно (условнорефлекторно) на определенные виды пищи, место или время. Аппетит может возникнуть и пропасть без удовлетворения. Например, когда преднамеренно портят внешний вид изначально аппетитного блюда. Аппетит появляется и на фоне сытости, когда после плотного обеда испытуемому дополнительно предлагается блюдо повышенной привлекательности. Аппетит отражает избирательную пищевую потребность живого организма (например, потребность в соленом, в сладком или кислом). Субъективизм аппетита может быть следствием неправильного воспитания, извращения.

Голод, в отличие от аппетита, всегда возникает на базе дестабилизации гомеостаза. Другими словами, голод имеет под собой объективную физиолого-биохимическую основу. *Голод, в отличие от аппетита, не исчезает сам по себе.* Голод прекращается только после приема определенного количества пищи и стабилизации определенных констант гомеостаза. Таким образом, если аппетит ориентирован на качественные характеристики пищи, то голод — на ее количество.

Субъективные ощущения голода у животных нам неизвестны. Трудно заподозрить, что они принципиально отличаются от таковых у человека. Голод оценивается человеком как дискомфортное состояние, нудное неприятное чувство в подложечной области, переходящее в тошноту. Продолжительный голод может сопровождаться головной болью, легкой дрожью, общей физической слабостью, потливостью.

Чувство голода у многих животных порождает специфическую вокализацию. Голодные собаки могут поскуливать, а кошки мяукать и демонстрировать несвойственную им преданность хозяину. Голодные коровы мычат, свиньи истошно визжат в состоянии голода. Усиленно вокализируют и домашние птицы. Голодные утки беспрестанно громко крякают, индюшки и цыплята занудно пищат. В целом при голоде у молодняка вокализация выражена намного сильнее, чем у взрослых животных.

Голодные животные имеют обостренную чувствительность к внешним раздражителям и повышенную исследовательско-поисковую активность.

У диких животных голод оптимизирует поведенческие реакции. Одиночные хищники (щука, кошка, лиса и пр.) становятся более осторожными по отношению ко всему новому и более внимательными к раздражителям внешней среды в целом.

Животные, ведущие групповой образ жизни, в состоянии голода демонстрируют повышенную сплоченность. Доминирующие особи повышают свои претензии к субдоминантным членам группы. Функциональные обязанности членов группы выполняются в строгом соответствии с иерархическим положением особей. Состояние голода мобилизует весь групповой опыт на достижение жизненно важной цели — поиск пищи и удовлетворение голода.

Наблюдения за лабораторными животными (крысами), а также домашними животными (собаками, кошками, лошадьми) показали, что голод повышает скорость научения. Исследователи, работавшие с приматами, свидетельствуют, что на фоне голода у обезьян активизируется орудийная деятельность. В целом можно заключить, что голод представляет собой мощный стимул приобретения животными личного опыта.

ВНУТРЕННИЙ МЕХАНИЗМ ГОЛОДА

Этиология голода, хоть и бездоказательно, но тем не менее довольно точно, была предугадана физиологами допавловской поры. Считалось, что голод возникает как результат опорожнения желудка и уменьшения запаса питательных веществ в организме.

Экспериментальные подтверждения этой гипотезы начались с исследований К. Бернара, который показал, что у голодной собаки в крови содержание сахара ниже по сравнению с сытыми животными. И. П. Разенков (1936), работая с фистульными собаками, обнаружил, что состав крови голодных собак оказывает влияние на их поведение. Переливая кровь от сытой собаки в кровеносную систему голодной, исследователи наблюдали активизацию пищевого поведения и повышение функциональной активности желудка. При этом у голодной собаки через фистулу малого желудочка интенсивно выделялся желудочный сок, точно так же, как и при ее реальном кормлении.

Многочисленные лабораторные опыты свидетельствовали, что кровь голодной и сытой собаки на желудок действуют поразному. Кровь сытой собаки стимулирует секреторный аппарат желудка. Кровь голодной собаки усиливает моторику желудка и провоцирует развитие его «голодных» сокращений даже у избыточно накормленного животного. Для объяснения влияния голодной крови на поведение животного в свое время была предложена *глюкозостатическая гипотеза*, которая постулирует наличие в ядрах вентромедиального гипоталамуса глюкозорецепторов. Активность этих рецепторов определяется наличием в крови различных метаболитов глюкозы. Активизация рецепторов имеет различные этологические последствия. Так, 3,4-дегидробутанол реципируется глюкозорецепторами с эффектом подавления пищевого поведения. Появление в крови 2,4,5-тригидропсипентанола активизирует прием пищи.

Было установлено также, что ощущение голода связано не с абсолютным количеством глюкозы и ее производных в крови. Состояние голода возникает, когда существует большая артериовенозная разница концентрации глюкозы в крови.

Наблюдения за сиамскими близнецами с единой системой кровообращения показали, что состав крови не является единственной причиной возникновения ощущения голода (К. В. Судаков, 2000). Кормление одного близнеца не приводило к насыщению другого несмотря на единый состав крови.

По современным представлениям, гуморальные факторы голода все же существуют. Это группа олигопептидов (мотилин, пентагастрин), которые в качестве своих мишеней имеют определенные структуры в центральной нервной системе. Введение этих веществ сытым собакам приводит к активизации пищевого поведения животных. Однако они имеют предупредительный характер и не свидетельствуют о потребности животного в белках, жирах и углеводах в момент их появления в крови.

Голод имеет не только гуморальное, но и *нервное начало*. Об этом говорят факты субъективного характера. Известно, что чувство голода неравномерно по ощущениям. Оно имеет волнообразное проявление: периоды обострения и ослабления. На фоне голодных приливов в ощущениях состав крови не подвергается волновым изменениям и остается относительно константным.

Существенная роль в формировании чувства голода принадлежит «голодным» сокращениям желудка. Поскольку на животных связь голодных сокращений желудка с ощущениями голода проконтролировать невозможно, объектом наблюдений послужил человек.

У. Кеннон на себе и своих сотрудниках-добровольцах провел исследование, в котором фиксировались голодные сокращения желудка и его урчание и записывались субъективные ощущения испытуемых в эти моменты. Оказалось, что приливы дурноты при голоде совпадают во времени с голодными сокращениями желудка. Однако У. Кеннон обнаружил и другое явление. Волнообразные приступы голода наблюдаются на фоне стабильного состава крови и мышечных сокращений желудка. Однако ощущение голода приходит и уходит. Но голодные сокращения желудка возникают и тогда, когда обостренное ощущение голода временно уходит.

Исследованиями физиологов русской школы начала XX в. было доказано, что голодные сокращения желудка хоть и совпадают во времени с приливами чувства голода, но не являются их причиной. Голодная перистальтика является следствием голодного состояния.

Несостоятельность теории «голодного желудка» доказывают и наблюдения хирургов за пациентами после частичной или полной резекции желудка или его деафферентации. Люди и животные после удаления желудка испытывают чувство голода. Даже полная деафферентация желудка и всего желудочно-кишечного тракта у собак не элиминировала чувства голода у животных.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ГОЛОДА

В основе чувства голода лежит электрическая активность определенных нервных структур. К такому выводу физиологи шли многие годы. Индийский исследователь Б. Ананд[38] обнаружил в промежуточном мозге структуры, отвечающие за развитие чувства голода. Применив метод вживления микроэлектродов в головной мозг, Б. Ананд доказал, что в области латерального гипоталамуса имеется скопление нейронов, активизация электрической активности которых вызывает чувство голода у животных. Даже сытое животное при электрическом раздражении этого отдела гипоталамуса начинает искать пищу и безудержно ее поедать. Данное ядро получило название «центра голода» (рис. 62).

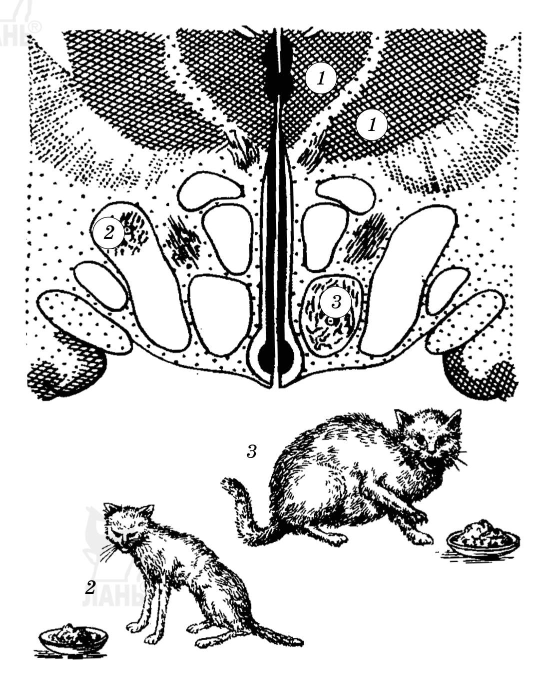


Рис. 62
Схема, иллюстрирующая участие ядер гипоталамуса в регуляции пищевого поведения:

1 — таламус; *2* — разрушение латерального ядра вызывает потерю аппетита; *3* — разрушение вентромедиального ядра вызывает ярость и чрезмерный аппетит.

[38] *Anand B.* Nervous regulation of food intake // Physiol. Rev. 1961. No 44. P. 677–708.

Раздражение вентромедиальной зоны гипоталамуса тормозит пищевое поведение, что указывает на существование и «центра насыщения». Наличие как центра голода, так и центра насыщения подтвердили опыты с разрушением участков гипоталамуса. Электростимуляция и повреждение одного и того же участка мозга имеет прямо противоположное поведенческое проявление. Наиболее тщательные исследования этого рода выполнены на лабораторных крысах. Разрушение у крыс медиальных отделов и вентромедиальных ядер гипоталамуса приводит к развитию *гиперфагии* — бесконтрольному потреблению пищи вследствие неутолимого голода. Оперированные животные быстро набирают вес за счет ожирения. Разрушение участков мозга латеральнее обозначенного центра голода сопровождается прямо противоположными последствиями. У животных наступает полное безразличие к пище — *афагия* — даже после продолжительного голодания и наличия у них «голодной крови». Такие животные обречены. Они погибают от истощения, несмотря на постоянную доступность пищи в их клетке. Говорить о реципрокных отношениях между центром голода и центром насыщения нет оснований. Об этом свидетельствует одновременное раздражение обоих центров электротоком.

Пищевое поведение при электростимуляции и хирургическом раздражении ядер гипоталамуса имеет некоторые отличия по биологической направленности провоцируемых реакций. Так, разрушение центра голода обостряет вкусовые ощущения. Электростимуляция не изменяет у животных чувствительности к вкусовым раздражителям. Животные утрачивают интерес к качеству пищи.

Помимо гипоталамуса в формировании пищевого поведения участвуют и другие структуры мозга. По данным К. В. Судакова, голодное состояние сопровождается повышением электрической активности переднего мозга и структур лимбической системы. Афагия наблюдается у животных после разрушения бледного шара, красного ядра, покрышки среднего мозга, черной субстанции, миндалин, височных долей коры больших полушарий.

Гиперфагию моделируют посредством разрушения лобных долей коры, таламуса, части ретикулярной формации ствола мозга.

Таким образом, центральная регуляция голода и насыщения представляет собой многоуровневую систему.

РОЛЬ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ОРГАНОВ

Важное место в формировании чувства голода и пищевого поведения занимают оральные факторы. Обычно животное прекращает прием пищи задолго до того, как произойдут соответствующие сытому состоянию изменения в составе крови. В опытах на эзофаготомированных собаках и крысах с фистулой желудка было показано, что раздражение ротовой полости и пищевода кормом приводит к тому, что насыщение наступает раньше, чем при заполнении желудка пищей через фистулу. «Мнимое кормление» вызывает немедленное прекращение «голодной» моторики желудка.

Существует доказательная база участия вкусовых рецепторов (но не механо- или барорецепторов) ротовой полости в регуляции потребления корма и пищевого поведения в целом. Так, раздражение слизистой оболочки рта раствором сахарина (сильно сладкое вещество, не имеющее питательной ценности) понижает чувство голода. Однако если вводить тот же раствор сахарина через фистулу в желудок животному, снижения пищевой активности не происходит.

В то же время следует подчеркнуть, что оральная составляющая не является определяющим фактором пищевого поведения. В опытах крыс кормили жидкой питательной смесью через хронический пищеводный зонд (рис. 63).

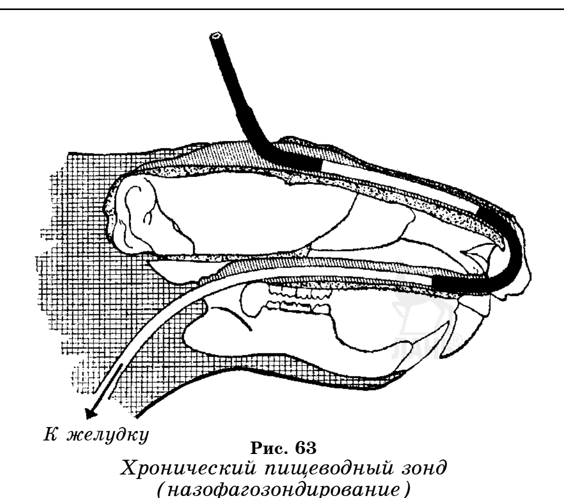


Рис. 63
Хронический пищеводный зонд (назофагозондирование)

В этом опыте контакт пищи с ротовой полостью исключался. Пища, минуя рот, сразу поступала в желудок. Крысы сами регулировали количество и частоту поступления пищи в желудок путем нажатия на специальный рычаг. В течение долгого времени экспериментальные животные оставались в хорошем состоянии и имели нормальную упитанность.

В доказательство причастности вкусовых рецепторов к регуляции аппетита исследователи вводили в корм опытным животным хинин — горькое вещество, не имеющее питательной ценности. Интактные крысы уже после первой пробы отказывались потреблять горькую пищу. Назофагозондированные животные никак не реагировали на горечь пищи.

Экспериментально доказано, что между центрами пищевого поведения и желудком существует обратная связь. При мнимом кормлении животные едят дольше и съедают больше пищи, чем это необходимо для удовлетворения чувства голода интактным животным. А сочетание мнимого кормления с одновременным заполнением желудка пищей через фистулу вызывает более раннее насыщение. Данное явление до конца непонятно. Здесь определенную роль играет растяжение стенок желудка, которое затормаживает пищевое поведение животных. Однако степень сдерживания пищевой активности в этом случае будет зависеть и от качества пищи. При мнимом кормлении пищевое поведение можно прекратить введением в желудок через фистулу и физиологического раствора. Количество пищи, съеденное собакой при мнимом кормлении, обратно пропорционально осмоляльности солевого раствора, вводимого в желудок через фистулу.

Очевидно, что сигналы от рецепторов ротовой полости, глотки, пищевода и желудка определенным образом изменяют пищевое поведение животных. Однако данный афферентный поток не определяет количество потребляемой пищи. Конечно, желудок регулирует общее количество съедаемого корма своей вместимостью. Но прекращение приема пищи вследствие насыщения не всегда связано с его переполнением. Оно происходит и при полупустом желудке.

Изменение состава крови при парентеральном введении разных питательных веществ оказывает выраженное влияние на аппетит и пищевое поведение в широком смысле. Так, введение голодным животным (крысам и собакам) крови от сытых особей затормаживает, но полностью не прекращает поедание корма. Обратная операция, т. е. переливание крови от голодных животных сытым никакого влияния на пищевое поведение не оказывает.

В свое время широкую известность получили сообщения П. К. Анохина о сиамских близнецах с единой системой кровообращения. По сообщениям ученого, когда один близнец испытывал голод и поедал пищу, другой в это время никакого интереса к пище не проявлял. Второй близнец в это время мог даже спать. Этот пример наглядно свидетельствует о том, что пищевую активность определяет не состав крови.

Современные представления о хеморецепторах, отвечающих за реакцию на изменение состава крови, претерпели незначительные изменения со времен павловской физиологии. Они обросли деталями,

но концептуально претерпели несущественные изменения.

Нет сомнений в том, что в гипоталамусе имеются рецепторы к глюкозе и рецепторы к осмотическому давлению. В латеральных ядрах обнаружены нейроны, в мембрану которых включены глюкорецепторные белки. В состоянии голода эти рецепторы демонстрируют повышенную электрическую активность. Взаимодействие белков с глюкозой понижает электрическую активность нейронов. При высокой концентрации глюкозы в притекающей в мозг крови (сытость) активность чувствительных нейронов гипоталамуса затухает. Падение концентрации глюкозы в крови приводит к тому, что электрическое состояние глюкорецепторов вновь активизируется.

Эти же нейроны гипоталамуса получают сигналы от других периферических глюкорецепторов, которые обнаружены в печени, слизистой оболочке желудка и тонкой кишки, а также в сосудистой стенке (например, в каротидном синусе). По мнению В. В. Шульговского (2000), гипоталамические глюконейроны собирают обширную информацию об изменениях крови. Эта информация поступает к ним по двум путям: гуморальному и нервному.

Теория «голодной крови», основные положения которой были высказаны еще И. П. Павловым, в последние годы также получила серьезную экспериментальную поддержку. Из крови голодных животных удалось выделить особые вещества — своеобразные «маркеры» голода. Некоторые из этих маркеров выделены в чистом виде, и они находят применение в научных исследованиях. Введение сытым животным пентагастрина, мотилина или эндорфинов стимулируют дополнительный прием пищи с соответствующим голодным животным поведением. Такие вещества, как инсулин, глюкагон, соматостатин поджелудочной железы, холецистокинин, кальцитонин, подавляют пищевое поведение.

Обнаружено, что и отдельные нейромедиаторы имеют отношение к регуляции пищевого поведения, возникновению чувства голода и насыщения, а также аппетита. Например, активация α-адренорецепторов вентромедиального гипоталамуса стимулирует аппетит и прием пищи сытыми животными. В то же время активация β-адренорецепторов и допаминрецепторов угнетает чувство голода и подавляет пищевое поведение животных.

Таким образом, голод представляет собой специфическое плохо переносимое состояние организма, которое развивается вследствие дестабилизации гомеостаза. Насыщение организма обслуживает многоуровневая система, в которой задействованы центральные механизмы (кора, гипоталамус, лимбическая система) и периферические образования (желудочно-кишечный тракт с его рецепторами, хеморецепторы кровеносных сосудов).

При возникновении голода происходит мобилизация внутренних резервов организма (запасов гликогена, жиров). При затяжном голоде под влиянием афферентного потока с периферии и прямого возбуждения центральных рецепторов головного мозга развивается пищевая мотивация. Возбуждение гипоталамуса и связанной с ним лимбической системы придает чувственную окраску этому физиологическому состоянию животного и через лобную и сенсомоторную кору запускает механизмы целенаправленного пищевого поведения. Сильная тяжело переносимая эмоциональная окраска потребности животного в питательных веществах подчеркивает особое биологическое значение этой потребности и всего психовегетативного и психосоматического состояния, именуемого голодом.

4.3. БОЛЬ

Строго говоря, боль не относится к эмоциям в чистом виде. Ответная двигательная реакция животного на болевое воздействие может развиваться и без участия лимбической системы и даже без уча-

стия головного мозга. Убедительным доказательством этого положения служит реакция спинальной лягушки на болевые раздражения. В отсутствие головного мозга лягушка не только воспринимает болевые воздействия, но и активно действует с целью избавления от боли. И все это происходит на фоне отсутствия центральных нервных структур, которые формируют эмоциональное состояние.

Физическая боль является одним из наиболее тяжело переносимых ощущений. Поэтому боль — сильнейший побудительный мотив поведения строго определенной направленности (бегство, уклонение от источника боли, агрессивно-оборонительная реакция).

Биологическое значение боли заключается в том, чтобы предупредить и уберечь организм животного от угрожающего серьезным повреждением фактора. Боль — это контролер целостности покровных тканей и внутренних органов. Боль возникает всякий раз, когда возникает опасность нарушения этой целостности. В. Г. Зилов и В. И. Бадиков (2000) рассматривают боль как отрицательную биологическую потребность, направленную на избавление от повреждающего агента.

Медики выделяют два типа боли: острую и тупую. Боль первого типа быстро появляется, для нее свойственна скоротечность, и она имеет по ощущениям локальный характер. К острой боли вырабатывается адаптация.

Тупая, или протопатическая боль, развивается постепенно. Она продолжительна по времени, плохо локализуется, по ощущениям имеет нудный характер. Тупая боль появилась на ранних этапах развития животного мира. Следовательно, тупая боль имеется у животных разного уровня организации.

Острая боль относится к поздним приобретениям эволюции и рассматривается специалистами как эффективный сигнал тревоги у животных с высокоразвитой нервной системой.

Механизм формирования боли во многом остается неясным. Однако нет сомнений в том, что боль является мощным внутренним побудительным мотивом поведения и, следовательно, адаптации к среде обитания. Результаты этологических, физиологических и биохимических исследований позволяют с уверенностью утверждать, что *чувство боли возникает у всех животных* и не является исключительным свойством высших позвоночных и, тем более, только человека. В пределах типа хордовых ноцицептивная система выявлена у всех животных. У беспозвоночных имеются, по крайней мере, отдельные ее компоненты. Однако животные, в отличие от человека, не располагают второй сигнальной системой и не могут описать характер данного ощущения. В определенных обстоятельствах единственным свидетельством объективно существующего явления (боли) выступает его устное описание. Более того, в этологическом отношении между человеком и животными существует большая разница. Если человек демонстративно сообщает о боли, то животным зачастую невыгодно внешне демонстрировать наличие у них боли, т. е. свою временную беспомощность. Раненые животные затаиваются, скрывают боль. Часто животные не обозначают физическую боль вокализацией. Однако такое поведение животных не должно вводить в заблуждение исследователя относительно уровня благополучия животных при воздействии на них повреждающих факторов.

Существует еще одна проблема, связанная с формированием чувства боли. Долгое время ученых ставили в тупик случаи, описанные у человека и животных. В определенных ситуациях ожидаемые сильные болевые раздражители не воспринимались, т. е. испытуемые не реагировали на их воздействие. Так, в литературе приводятся описания серьезно раненных в военных действиях солдат, которые продолжали выполнять свои обязанности, не замечая полученных ранений и не испытывая боли

до тех пор, пока их взгляд не обнаруживал повреждения на теле. Не испытывают боли и многие животные в состоянии сильного нервного возбуждения, например ярости. Так, дерущиеся петухи некоторое время не испытывают неудобств от глубоких повреждений головы. В то же время в спокойном состоянии они болезненно реагируют и на менее серьезные повреждения (надавливание или легкий укол в гребень, сережку).

Подобная *анальгезия* (отсутствие болевой чувствительности) замечена и у более высоко организованных животных, например у бойцовых собак. Во время боя животные не реагируют на тяжелые, явно болезненные повреждения. Ощущение боли приходит к ним позже. Причем в спокойной обстановке собаки будут обозначать болезненность полученных ран не только локомоциями, но и специфической вокализацией (скуление, вой). Аналогичную анальгезию к повреждениям тела демонстрируют и коты в свирепых драках.

В настоящее время подобные случаи болевой нечувствительности уже не являются загадкой. Установлено, что повреждения с болезненными последствиями могут некоторое время оставаться незамеченными благодаря секреции эндогенных *опиоидных олигопептидов* — таких как β-*эндорфин* и *энкефалины*. Основной обезболивающий эффект реализуется через μ-рецепторы особых нейронов головного мозга. Эта система временной анальгезии позволяет животным с тяжелыми ранениями некоторое время не выдавать себя или не демонстрировать свою физическую слабость в условиях вероятного присутствия врага (хищника, соперника). Эндогенная система анальгезии, кроме того, снижает симпатоадреналовый ответ, чрезмерная сила которого в определенных обстоятельствах может иметь негативное влияние на организм. В данной ситуации ноцицептивные пути остаются активизированными, но распространение болевого афферента по структурам нервной системы блокируется в синапсах опиатными олигопептидами.

Для снижения субъективизма в оценке боли исследователи предлагают методы количественной оценки этого физиологического явления. В лабораторных условиях степень боли у крыс оценивают по времени, которое животные позволяют воздействовать на хвост нагреванием.

Этот же тест применяется и на свиньях, для того чтобы оценить эффективность действия обезболивающих средств.

Существуют и другие экстремальные виды тестирования уровня боли. Например, индуцирование артритных болей или чувства жжения после подкожного введения определенной дозы формалина.

У птиц хирургическим путем удаляют клюв и регистрируют ноцицепцию. Болезненные ощущения наблюдают как во время процедуры ампутации клюва, так и позже. Болезненность сохраняется длительное время и отражается на исследовательском и пищевом поведении птицы, которое оценивается количественными показателями (время, затрачиваемое на тот или иной вид активности, количество клевков, количество потребляемой пищи и др.).

Боль является продуктом нескольких сенсорных систем. Она ощущается при повреждении рецепторов, обеспечивающих восприятие раздражителей разной модальности. Это механо-, хемо-, термо-, тензо- и проприорецепторные системы.

В то же время исследования, выполненные на разных объектах от беспозвоночных до человека, свидетельствуют о существовании и *специализированной ноцицептивной системы*. Опыты с отведенными потенциалами доказали, что в центральной нервной системе имеются нейроны, которые приходят в состояние повышенной электрической активности при нанесении на кожу болевого раздражителя (укол, щипок, электрический разряд). Причем эти нейроны локализованы в различных структурах — от спинного мозга до больших полушарий.

Доказано и существование *гуморальной системы ноцицепции*. Обнаружен це-

лый ряд специфических веществ, которые участвуют в передаче нервного импульса, возникающего при болевом раздражении.

Причинами возникновения боли служат явления двух типов. Во-первых, это повреждение наружных оболочек. Боли возникают как при повреждении кожи, так и при повреждении внутренних органов — желудка, кишечника, почек, легких, сосудов и др. Второй вероятной причиной боли может быть нарушение кислородного обеспечения клеток и тканей. Экспериментально показано, что введение химических веществ, нарушающих окислительно-восстановительные процессы или транспортную функцию гемоглобина или просто ограничивающих приток крови к органу, провоцирует болевые ощущения. Наиболее известной среди явлений этого рода является ишемия сердца. Сердечные боли развиваются при нарушении коронарного кровообращения и возникающего в миокарде недостатка кислорода. При этом собственно органических разрушений органа может и не быть.

Афферентный поток, вызывающий чувство боли, называют *ноцицепцией*. Изучение боли на животных сопряжено с большими методическими трудностями. Более удобной моделью для изучения боли является человек, поскольку человек может словами описать свое состояние и ощущения. Явление боли у человека изучено достаточно подробно.

Боль характерна для животных самого разного уровня организации. Поэтому боль расценивается как важнейшее эволюционное приобретение. Наличие двух типов рецепторных аппаратов боли отражает эволюционное развитие данного явления. Специализированная ноцицептивная система дает животному возможность более эффективно реагировать на угрожающие и повреждающие факторы. В чем же заключается биологическое преимущество специализированной ноцицепции?

Воспринятое болевое раздражение значимо для животного лишь тогда, когда оно (раздражение) запускает определенную локомоцию. Поврежденную лапу необходимо срочно оградить от повреждающего агента, от его дальнейшего воздействия. В противном случае, повреждение приобретает катастрофические последствия: критическую потерю крови, нарушение строения органа, инфицирование организма. Адекватную реакцию индивидуума на действие повреждающего фактора может обеспечить только система специализированной ноцицепции.

В результате развития плохо переносимого болевого ощущения молодое животное громко кричит и призывает на помощь своих родителей и неродственных взрослых соплеменников. У раненого взрослого животного под влиянием боли мобилизуются все ресурсы организма, и животное спасается бегством от опасности или включает агрессивно-оборонительные действия.

Чаще всего *сильная и внезапная боль вызывает у животных вокализацию*. Вокализация ноцицепции усиливает эмоционально-мотивационные последствия повреждения организма. Вокализация чувства боли особенно эффективна у социальных животных (домашние куры, собаки, обезьяны и др.). Как правило, боль у животных сопровождается особым звуковым сигналом, который имеет узкое информативное значение. Сородичи пострадавшего воспринимают этот звук однозначно как сигнал тревоги и просьбы о помощи. Так, получившая болевое раздражение курица издает резкий специфический крик, от которого вся куриная стая прекращает свои занятия (поиск корма, стычки, отдых) и приходит в состояние повышенного возбуждения. После такого крика петухи бросаются на помощь пострадавшим и могут дать серьезный отпор врагу (собаке, кошке).

Для животных, ведущих одиночный образ жизни, а также для животных, находящихся в условиях постоянной угрозы нападения со стороны хищника, вокализация боли не дает этологических преимуществ. Голосовое сопровождение боли

только усугубит ситуацию у таких животных. Раненое животное выдает свое местоположение вокализацией. Поэтому как раненый хищник (рысь, медведь, тигр), так и его жертва (заяц, олень, лось), не оповещают округу о своем состоянии. Они затаиваются.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что установить наличие боли у животного по внешним признакам (особенностям локомоций, вокализации) не всегда представляется возможным. Если животное никак внешне не обозначает ноцицепцию, это не гарантирует отсутствие боли у него как таковой.

В отсутствие второй сигнальной системы свидетельствами боли у животных становятся специфические поведенческие реакции и вокализация. В этом случае исследование животного предполагает сбор информации об изменениях в пищевом поведении (боль снижает аппетит, тормозит чувство голода), в приеме воды, дефекации (понос, запор), наличии рвоты и других стереотипов нездорового поведения. Кроме того, болевое состояние животного сопровождается и изменениями в работе висцеральных органов. Поэтому оценка изменения функционального состояния сердечно-сосудистой системы, дыхания, температуры тела и прочего также может свидетельствовать о развитии у животного боли.

Первую оценку изменений в поведении животного следует проводить *скрытно*, так, чтобы наблюдатель не стал сам по себе дополнительным раздражителем, влияющим на поведение объекта изучения. Контакт с человеком может спровоцировать неадекватное поведение животного, которое завуалирует этологические признаки боли. Большое значение имеет и сбор информации о вегетативных процессах (частота дыхания, сердечных сокращений, температура тела). Показательны для боли и определенные позы, специфические движения всего тела и отдельных органов (хвоста, ушей, головы, конечностей). После скрытного наблюдения за животным важно правильно оценить и реакцию животного на человека или на присутствие других особей того же вида.

В завершение необходимо провести тщательное клиническое обследование: измерить артериальное давление, зарегистрировать ЭКГ, ЭЭГ, ректальную и поверхностную температуру, попытаться выявить болезненные места у животного при помощи пальпации.

Morton и Griffiths[39] предложили свести все этологические и клинические наблюдения в единую таблицу, с тем чтобы количественно выразить степень ноцицепции у животных (табл. 8).

Данный методический прием авторы апробировали для количественной оценки уровня боли на лабораторных крысах. В условиях ограничения свободы животного эта методика применима и для других видов. Такие признаки болевых ощущений, как напряженная поза, задержка дыхания и хрипы при дыхании, скрежет зубов проявляют не только крысы.

Безусловно, у разных видов животных могут быть свои видотипичные проявления боли. Скажем, лошади лягаются в сторону болезненного участка живота, куры принимают «позу пингвина», свиньи с трудом передвигаются, жвачные скрипят зубами. Данная методика дает возможность оценить уровень боли в цифровом выражении от нуля (отсутствие боли) до 4 (очень сильная боль). Использование большого количества признаков и показателей позволяет свести к минимуму субъективизм при оценке уровня боли у животного.

Болевые ощущения у всех видов животных нарушают не только интравертное поведение, но и социальные отношения. Животные с сильным чувством боли держатся особняком или прячутся в укрытии. Животные утрачивают реактивность к внешним раздражителям.

---

[39] См.: *Fraser A. F., Broom D. M.*, 1997.

Таблица 8

Взаимосвязь между внешним проявлением и силой ноцицепции (боли) у животных

<table>
<tr><th>Наблюдаемые признаки</th><th>Норма (0)</th><th>Слабая боль (1)</th><th>Умеренная боль (2)</th><th>Сильная боль (3–4)</th></tr>
<tr><td rowspan="8">Внешность животного</td><td rowspan="8">Опрятная, характерная для данного вида внешность</td><td colspan="3">1. Взъерошенная шерсть, выпадение волос, неприветливый угрожающий вид</td></tr>
<tr><td colspan="3">2. Гнойные выделения из глаз и носа</td></tr>
<tr><td colspan="3">3. Полуопущенные веки</td></tr>
<tr><td rowspan="2"></td><td>Глаза впалые</td><td>Стеклянный взгляд</td></tr>
<tr><td colspan="2">Прогнутая аркой спина, поджатый хвост</td></tr>
<tr><td colspan="3">Затрудненное дыхание, одышка</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="2">Хрипы при дыхании</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>Скрежет зубами</td></tr>
<tr><td>Прием корма и воды</td><td></td><td colspan="2">Снижение потребления корма и воды</td><td>Афагия</td></tr>
<tr><td>Дефекация и диурез</td><td></td><td colspan="2">Снижение частоты и объема выделений</td><td>Отсутствуют</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Пищеварение</td><td rowspan="3"></td><td colspan="3">Изменение объема каловых масс, цвета кала и его консистенции</td></tr>
<tr><td rowspan="2"></td><td colspan="2">Частая рвота</td></tr>
<tr><td></td><td>Увеличенный живот</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Клинические признаки</td><td colspan="3">Сильный, наполненный пульс</td><td>Слабый пульс</td></tr>
<tr><td rowspan="3"></td><td colspan="3">Тахикардия, брадикардия</td></tr>
<tr><td colspan="3">Нарушение периферического кровотока</td></tr>
<tr><td></td><td>Пневмония</td><td>Плеврит</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Состояние опорно-двигательного аппарата</td><td rowspan="2"></td><td></td><td>Хромота</td><td>Артрит</td></tr>
<tr><td colspan="2">Судороги по телу</td><td>Конвульсии</td></tr>
<tr><td rowspan="11">Поведение животного (интравертное и социальное)</td><td rowspan="11"></td><td colspan="3">1. Изменение темперамента</td></tr>
<tr><td colspan="3">2. Беспокойство, затрудненные локомоции, преимущественно лежачее положение</td></tr>
<tr><td colspan="3">3. Отсутствие груминга</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="3">Самоизоляция в укрытии</td><td>1. Отсутствие реакции на внешние стимулы</td></tr>
<tr><td>2. Понижение рангового статуса</td></tr>
<tr><td>3. Агрессивное поведение со стороны соплеменников</td></tr>
<tr><td colspan="3">Самоповреждение</td></tr>
<tr><td colspan="2">Нарушение жвачного процесса у полигастричных животных</td><td>Отсутствие жвачки у полигастричных животных</td></tr>
<tr><td colspan="3">Специфическая вокализация: стоны, скуление, мычание, вой, плач</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="2"></td><td>1. Коматозное состояние</td></tr>
<tr><td>2. Предсмертная эйфория</td></tr>
</table>

У большинства видов животных, ведущих групповой образ жизни, по отношению к больному основная часть соплеменников демонстрирует агрессивные действия. Так, куры могут до смерти заклевать свою больную товарку, если та не может спрятаться в укрытии.

У животного с признаками боли понижается иерархическое положение. При наличии сильной боли даже лидер группы превращается в субдоминанта. Очень сильные боли приводят животное в коматозное состояние. Умирающие животные зачастую подвергаются самонаркотизированию за счет усиления секреции в гипоталамусе эндогенных опиатов и блокированию ноцицептивных проводящих путей. На этом этапе развития ноцицепции у животного назначение обезболивающих средств неэффективно.

Количественную оценку ноцицепции в животноводстве, к сожалению, не проводят, хотя уровень боли напрямую связан с продуктивными качествами животных. В этом плане показательны исследования боли у поросят при кастрации, выполненные голландскими учеными F. Wemelsfelder и G. van Putten[40]. Кастрировали поросят на четвертой неделе жизни без обезболивающих средств (как это принято в животноводстве). После операции проводили сравнительное изучение поведения и вокализацию у опытных и контрольных (интактных) однопометников.

Обнаружено, что визг поросят, который они издают, когда человек берет их на руки, неоднороден и может свидетельствовать о силе ноцицепции животных. Когда поросят брали на руки в первый раз еще до кастрации, они вокализировали на частоте 3500 Гц. При нанесении первого разреза скальпелем частота визга возрастала до 4500 Гц. При повторном разрезе скальпелем поросята издавали звуки с частотой 4857 Гц. Кроме того, в последнем случае фиксировали расширение и изменение амплитудного диапазона звуковой сигнализации животных.

Помимо вокальных характеристик, у оперированных и интактных поросят обнаруживались различия в локомоциях и в поведении. Оперированные поросята были менее подвижны. У них наблюдалось подергивание хвоста, дрожание конечностей и всего тела. Они часто поскальзывались и спотыкались на ровном месте. Часть поросят в первые часы испытывали тошноту и имели рвоту. Наиболее резкие этологические последствия кастрации зафиксированы в первый день после операции. В течение последующих 2–3 суток кастраты испытывали трудности и тратили больше времени на переход из положения стоя в положение лежа. В положении лежа кастраты занимали иную позу по сравнению с интактными однопометниками. Они вытягивали конечности и старались максимально расслабиться. Полное исчезновение послеоперационных болей зафиксировано лишь по прошествии двухнедельного периода.

Этологические изменения в связи с ноцицепцией отрицательно коррелировали с ростовыми характеристиками поросят-кастратов. В целом эту корреляцию можно выразить в следующей формулировке. *Чем выше уровень боли, тем ниже приросты живой массы*.

Другие виды продуктивных животных не столь реактивны к операционным болям. Особенно устойчив в этом отношении крупный рогатый скот. Высокую переносимость физической боли демонстрируют и овцы.

Технология тонкорунного овцеводства Австралии включает две хирургические операции на животных, которые проводятся без средств обезболивания. Одна из них — стачивание зубов молодняка до высоты нескольких миллиметров при помощи абразивного камня. Операция применяется для профилактики заболеваний зубов у овец в более зрелом возрасте. Овцеводы считают, что эта процедура безболезненна, поскольку животные переносят

[40] *Wemelsfelder F., Putten G. van.* Behaviour as a possible indicator for pain in piglets // I. V. O. Reports B-260. Zeist: Inst. voor Veeteelkundig Onderzoek, 1985.

ее беззвучно. Овцы начинают щипать траву через несколько минут после ее завершения. Однако личный опыт подсказывает, что едва ли стачивание зубов таким грубым способом не сопровождается болезненными ощущениями.

В другом случае тонкорунным овцам в гигиенических целях (против сваливания шерсти и ее загрязнения мочой и калом) при помощи ножниц вырезают шерсть вместе с кожей вокруг хвоста и анального отверстия так, что образуется кровоточащий круг диаметром 10–15 см. После такой процедуры на открытую рану садятся различные насекомые; мухи откладывают яйца. Это неизбежно приводит к инфицированию организма овец, вследствие чего часть животных погибает. У выздоравливающих животных под хвостом образуется грубый рубец.

Как в первом, так и во втором случае овцы внешне не проявляют признаков боли. Однако это вовсе не значит, что животные не испытывают боли во время и после операций. Есть основания полагать, что у домашней овцы имеется такая же развитая система ноцицепции, что и у свиней и других животных, обозначающих ноцицепцией свои болевые ощущения. Следовательно, овцы испытывают те же страдания от физической боли. Это подтверждает хотя бы тот факт, что часть животных погибает вскоре после операции, когда инфекция еще не развилась и у животных не было большой кровопотери. Их гибель является следствием плохого внутреннего состояния, развивающегося именно под влиянием возникающей физической боли.

Отсутствие внешних проявлений боли у овец — это результат эволюционного развития их этологических особенностей, связанных с необходимостью демаскирования животных после получения ранения, т. е. это приспособительная поведенческая реакция диких предков овец, возникшая вследствие жизни в непосредственной близости от хищников. Вне сомнения, данные технологические операции без применения обезболивающих средств представляют собой варварские приемы, которые помимо негативного морально-этического контекста имеют и негативные экономические последствия.

Исследование боли у человека позволяет классифицировать это ощущение по ее характеру и локализации. Медики выделяют соматическую и висцеральную боли. В свою очередь, соматическую боль подразделяют на поверхностную (возникает в коже) и глубокую боль (возникает в суставах, мышцах, костях).

Висцеральная боль развивается во внутренних органах: в желудке, в печени, в почках и др. Помимо этого, у человека врачи диагностируют несколько особых форм боли, которые, скорее всего, встречаются и у животных. *Сердечные боли* развиваются вследствие ишемии миокарда. Сердечные боли сопровождаются образованием брадикинина и накоплением продуктов сердечного метаболизма. Последние раздражают нервные окончания сердца, что и приводит собственно к ощущению боли в области сердца. Сердечная боль порождает у большинства людей эмоции тревоги, страха, боязнь смерти.

Сердечные боли у животных можно обнаружить на основании изменений в поведении. Например, собака испытывает трудности при физических нагрузках. После кратковременной попытки бега животное внезапно останавливается, принимает специфическую «нездоровую» позу и ложится. Однако и при лежании животное не может найти удобное положение и постоянно меняет позу. При сердечных болях у животных развивается одышка после небольших физических нагрузок (легкий бег, прыжок). Собака обозначает эту боль и вокализацией в форме короткого тихого поскуливания или стонов с глубокими и тяжелыми вздохами.

Мигрени — боли разной этиологии с черепно-мозговой локализацией. В целом явление плохо изучено даже у человека. Имеются доказательства изменений в просвете кровеносных сосудов (спазмов), а также нейросекреторной активности некоторых

структур головного мозга на фоне головных болей.

Зубная боль — результат раздражения окончаний зубных нервов продуктами метаболизма патогенных микробов (кариес) или оголенных зубных нервов физико-химическими факторами (холодное, горячее, сладкое, кислое), а также механическими раздражителями.

Кишечная колика — болевые ощущения с локализацией в брюшной полости. При болях в кишечнике собака принимает характерную позу. Подтягивает живот, аркообразно изгибает позвоночник, опускает или поджимает хвост. Как правило, кишечная колика сопровождается поносом и неопрятным внешним видом животного. Причинами кишечных болей могут быть инфекции (энтерит), механические повреждения стенки кишки инородным острым предметом (гвоздь, кость и пр.), механическая закупорка кишки (инородный предмет, глисты).

Почечная колика — боли, локализованные в области почек. Возникают в результате инфекций, воспалений или мочекаменной болезни. У животных при почечной колике нарушается мочеиспускание. Например, коты часто мочатся или делают попытки помочиться с явными признаками болезненности этого процесса, что может иметь и вокальное сопровождение в виде частого мяуканья и в форме глубокого гортанного воя. В определенный момент животные утрачивают корковый контроль за мочеиспусканием и оно становится непроизвольным. В результате область промежности, задние конечности и хвост остаются сырыми от мочи, а от животного исходит постоянный неприятный запах кошачьей мочи. Животные приобретают неопрятный, больной вид.

Печеночные боли возникают в правом подреберье вследствие воспаления печени (гепатит), механической закупорки желчных протоков и др. Этот тип болей часто сопровождается желтухой (желтые склеры глаз) и выделением темно окрашенной мочи. Пальпация области правого подреберья болезненна для животного.

Одной из вероятных причин *опоясывающей боли* служит воспаление поджелудочной железы. Боль, возникающая в поджелудочной железе, распространяется по нервным сплетениям брюшной полости. В результате боль приобретает опоясывающую локализацию.

Фантомные боли возникают в отсутствующей (ампутированной) конечности. Механизм возникновения плохо изучен. Распространенной точкой зрения на этиологию фантомных болей является предположение о раздражающем воздействии на периферический (поврежденный) конец нерва рубцовым образованием культи. Существует также предположение о центральном происхождении этого типа боли.

По характеру субъективной оценки человеком выделяют следующие разновидности боли:

- *гемиалгии* — трудно переносимые боли с точной локализацией в определенном участке тела;
- *каузалгии* — жгучие боли, возникающие при частичном повреждении нерва;
- *зуд* — разновидность болевого ощущения.

МЕХАНИЗМЫ БОЛЕВОЙ СЕНСОРИКИ

При изучении механизма болевой рецепции отталкиваются от двух распространенных теорий. Однако сам факт наличия нескольких гипотез ноцицепции свидетельствует о том, что это явление изучено далеко не до конца.

Теория специфичности рецепции постулирует, что ощущение боли начинает развиваться с момента возбуждения специфических болевых рецепторов — ноцицепторов. На роль ноцицепторов претендуют свободные нервные окончания, имеющиеся в коже, на поверхности висцеральных органов, в составе кровеносных сосудов, в надкостнице, в соединительнотканных оболочках скелетных мышц.

Ноцицепторы возбуждаются при механическом повреждении кожи (порез, укол, сильное сдавливание), а также под влиянием прикосновения к горячим предметам и при контакте кожи с агрессивными химическими веществами (кислоты, щелочи). Кроме перечисленных причин, обескровливание приводит к развитию потенциала действия в нервных окончаниях. В количественном отношении болевые рецепторы превалируют в покровных тканях. Так, в коже их в 25–30 раз больше, чем холодовых рецепторов (колбочек Краузе) и в 270 раз больше, чем тепловых рецепторов. Однако тот факт, что многие из болевых рецепторов проявляют быструю сенсорную адаптацию, наводит на мысль, что болевая рецепция не является для них единственной функцией.

Следует признать, что ноцицепция с внутренних органов остается мало изученным явлением.

Другая теория — *теория неспецифичности* — предполагает участие рецепторного аппарата нескольких сенсорных систем в формировании чувства боли. Болевые ощущения рассматриваются как результат суммации процесса возбуждения, возникающего в различных рецепторах под влиянием неспецифических для них раздражителей большой силы. Таким образом, в соответствии с теорией неспецифичности рецепции боли ноцицепцию формируют механо-, баро-, термо- и хеморецепторы в совокупности. Данная теория происхождения болевого ощущения имеет меньшую доказательную базу по сравнению с выше представленной теорией «специфичности» боли.

Если принять за основу теорию специфичности боли с самостоятельной сенсорной системой, то потребуется представить доказательства не только наличия рецепторного аппарата, но и центральных нервных механизмов этой сенсорной системы.

Болевые рецепторы имеют высокий порог возбуждения, т. е. реагируют на опасные для сохранения целостности организма раздражители. Их работа очень эффективно и своевременно подает сигнал опасности, формируя чувство тревоги или страха, побуждает животное на охранительные поведенческие действия.

Ноцицепторы относятся к свободным нервным окончаниям медленных безмиелиновых волокон. Как правило, эти свободные нервные окончания образуют развитые сплетения. Поэтому болезненные воздействия повреждающего фактора воспринимаются с любой точки поверхности тела животного.

Наиболее изученными из всех ноцицепторов являются *механоноцицепторы* и *хемоноцицепторы*. Механоноцицепторы обеспечивают рецепцию сильнодействующих физических факторов.

В результате взаимодействия повреждающего фактора (укол, удар) и механоноцицептора в последнем происходит смещение мембраны свободных нервных окончаний и возникает мембранный потенциал действия.

Хемоноцицепторы возбуждаются под влиянием прямого контакта нервного окончания с агрессивным химическим агентом. Химический раздражитель может иметь не только экзогенное, но и внутреннее (эндогенное) происхождение. Хорошо изучена болевая реакция на такие химические вещества, как органические и неорганические кислоты, щелочи. Из эндогенных факторов болевые ощущения могут вызывать гистамин, ацетилхолин, продукты промежуточного обмена. Болевая реакция в ответ на гуморальные факторы развивается вследствие нарушения окислительно-восстановительных реакций в раздражаемой клетке.

По данным Л. Н. Смолина[41], можно с уверенностью говорить о наличии следующих топографических видов механоноцицепторов:

- ноцицепторы кожи, которые возбуждаются при воздействии на них механических раздражителей и почти не

[41] Цит. по: Физиология / Под ред. К. В. Судакова. М., 2000.

реагируют на действие термических и химических стимулов;

- ноцицепторы эпидермиса, функционально аналогичные первому виду рецепторов;
- ноцицепторы мышц, расположенные поверхностно и в зоне прикрепления сухожилий. Генерируют потенциал действия при сильном надавливании;
- ноцицепторы суставов, возбуждающиеся при сгибании и скручивании;
- тепловые ноцицепторы кожи с реактивностью по отношению к умеренному нагреванию и механическому раздражению.

В качестве афферентных путей перечисленные рецепторы (исключение составляют ноцицепторы эпидермиса) используют A_Δ-волокна различных нервов.

Хемоноцицепторы, подобно механоноцицепторам, функционально неоднородны. Зачастую они не оправдывают своего названия, поскольку возбуждаются не только под влиянием химических раздражителей:

- хемоноцицепторы кожи, проявляющие чувствительность к механическому воздействию и к высоким температурам;
- хемоноцицепторы кожи с реактивностью к механическому воздействию и умеренному охлаждению;
- подкожные хемоноцицепторы, реагирующие на сильное сдавливание и подкожное введение ряда химических веществ;
- хемоноцицепторы мышц с расширенной реактивностью по отношению к химическим веществам (брадикинин, гистамин), механическому и термическому воздействию на мышцу;
- хемоноцицепторы внутренних органов с реактивностью к химическим веществам и нарушению локального кровотока. Этот вид рецепторов локализован в стенках артериол печени, селезенки, почек и других органов.

Хемоноцицепторы в качестве афферентных волокон используют нервные волокна типа С.

Тип нервных волокон, формирующих афферентный поток при раздражении болевых рецепторов, в значительной степени определяет особенности субъективного восприятия боли. Так, если афферентация с кожных рецепторов воспринимается быстро и остро, то раздражение глубокозалегающих в коже или во внутренних органах рецепторов воспринимается как боль неострая и с некоторым запозданием. A_Δ-волокна механоноцицепторов покрыты миелиновой оболочкой и, следовательно, имеют высокую скорость проведения афферентного потока в ЦНС. Тонкие безмиелиновые С-волокна глубокозалегающих хемоноцицепторов имеют скорость проведения нервного импульса в десятки раз ниже по сравнению с миелиновыми A_Δ-волокнами.

ВОСХОДЯЩИЕ ПУТИ БОЛЕВЫХ СИГНАЛОВ

Болевая афферентация от ноцицепторов поступает в высшие структуры сенсорных систем по двум путям — «быстрому» и «медленному».

Волокна быстрого и короткого пути (так называемая *лемнисковая система*) соединяет болевые рецепторы с таламусом. Таламус дает проекции болевого ощущения в сенсомоторную область (S_1 и S_2) коры больших полушарий мозга. Афферентация, поступающая в головной мозг по быстрому лемнисковому пути, формирует ощущение острой и сильной боли. Лемнисковая система обеспечивает срочную реакцию животного на опасный повреждающий фактор. Сенсорный поток этого восходящего пути информирует о месте, времени, размерах и силе повреждения поверхности тела. *Ответная реакция организма на этот сигнал имеет характер безусловного рефлекса.*

Медленный путь представляет *экстралемнисковая система*. Она имеет диффузную структуру и состоит из нескольких восходящих трактов. Среди них выделяются спиноретикулярный, спинотектальный, спинобульбарный, спиноталомический тракты. Попадая в структуры медленного пути, бо-

левая афферентация как бы рассеивается по многим структурам головного мозга (продолговатому мозгу, ретикулярной формации, среднему мозгу, таламусу и т. д.). В результате экстралемнисковая система создает ощущение не острой, а ноющей боли, которая формируется на протяжении некоторого времени. Наличие большого числа синаптических связей, отсутствие миелиновой оболочки и малый диаметр нервных волокон, а также их разветвленность подчеркивают несрочный характер ответной реакции на болевой фактор. Несколько затянутый характер движения болевой афферентации по экстралемнисковому пути создает основу для чувственной оценки боли, т. е. для формирования эмоций.

Таким образом, болевая афферентация как острой, так и тупой боли распространяется по большому числу нейронов и синапсов, формирующих восходящие пути. Некоторые синаптические связи в составе восходящих путей имеют особое значение. При прохождении болевой афферентации через верхние (задние у прямостоящих животных) рога спинного мозга образуются синаптические связи аксонов болевых нейронов со спинальными нейронами других восходящих путей. *При синаптической передаче болевого возбуждения происходит десятикратное усиление нервного импульса.* Небезынтересно отметить, что спинальные нейроны имеют высокую электрическую реактивность по отношению к сигналам, поступающим от ноцицепторов. Эта высокая избирательная чувствительность и возбужденность нервных клеток спинного мозга сохраняется некоторое время после прекращения действия болевого раздражителя.

У спинальных нейронов в состоянии повышенной реактивности и возбужденности выявили высокую нейросекреторную активность. Под влиянием болевой афферентации возбужденные спинальные нейроны выделяют особый нейропептид — «вещество Р». Оказалось, что это вещество кодирует особые электрические импульсы боли, адресованные структурам головного мозга.

Помимо «вещества Р», *к модуляции болевого ощущения причастны и такие вещества, как серотонин, гистамин, ацетилхолин, норадреналин.* Эти вещества определенным образом влияют на состояние и ноцицепторов. Так, повреждение тканей стимулирует выделение гистамина, простагландинов, кининов, которые повышают возбудимость болевых рецепторов.

Ноцицептивное возбуждение сопровождается усилением секреции соматостатина в гипоталамусе.

Определенные химические вещества (модуляторы и медиаторы болевой импульсации, модуляторы и медиаторы возбуждения и торможения) играют большую роль в формировании чувства боли. В составе мембраны нейронов спинного и головного мозга выявлено большое количество специфических белков, выполняющих функцию рецепции гистамина, нейротензина, ангиотензина, энкефалина, ГАМК, серотонина и др.

Поэтому болевое ощущение формируется как результат восходящего нервного влияния от ноцицепторов по лемнисковой и экстралемнисковой системам и сложных нейрохимических реакций в структурах ЦНС.

Своеобразными функциональными антагонистами модуляторов и медиаторов боли выступают эндогенные опиаты — *эндорфин* и *энкефалин.* Особые эндорфинсодержащие клетки спинного мозга располагают синаптическими связями со спинальными нейронами, секретирующими «вещество Р». Афферентный болевой поток с висцеральных болевых рецепторов возбуждает нейросекрецию эндогенных опиатов, которые, в свою очередь, подавляют нейросекрецию «вещества Р» и других нейромедиаторов боли.

Помимо спинного мозга, опиатная рецепция выявлена и в других частях ЦНС. Так, в сером веществе сильвиева водопровода (где сходятся аксоны таламуса и моста мозга) обнаружена высоко чувствительная зона к опиатам. Электростимуляция

этой области мозга приводит к выбросу эндорфинов и снимает боль.

Рецепторы к опиатам найдены и в лимбической системе — морфологической основе эмоций. Экспериментальное введение наркотика героина или опиатов эндогенного происхождения в область лимбической системы снимает болевые ощущения и формирует чувство радости, эйфорию у человека.

Таким образом, в настоящее время можно утверждать, что эндогенная ноцицептивная система животного организма является неоднородным образованием и включает как механизмы усиления, так и купирования болевой рецепции, ноцицептивного афферентного потока и его центральной переработки.

Из природных опиатов выделены и искусственно синтезированы две группы веществ олигопептидной природы: *эндорфины* и *энкефалины*.

Первая группа неоднородна и подразделяется на α-, β- и γ-эндорфины.

Нейросекреция и рецепция энкефалинов имеет более обширную по сравнению с эндорфинами топографию в пределах ЦНС. Они являются производными двух аминокислот: метионина и лейцина. *Мет*-энкефалина образуется в 10 раз больше, чем *лей*-энкефалина.

Эндогенные опиаты характеризуются широким спектром антиноцицептивного действия. Существует экспериментальная доказательная база, которая свидетельствует об активизирующем влиянии эндогенных опиатов на антиноцицептивные образования головного мозга.

Они снижают активность С-волокон и блокируют спонтанную электрическую активность болевых нейронов. Под влиянием опиатов наблюдается падение чувствительности таламуса, гипоталамуса и лимбической системы к болевому афферентному потоку. Помимо эндогенных опиатов, известны и вещества другого происхождения и другой химической природы, которые связаны с формированием чувства боли у животных. Это прежде всего нейротензин, ангиотензин, окситоцин. Причем, например, нейротензин при введении в мозговые желудочки купирует боль в 1000 раз эффективнее по сравнению с эндогенными опиатами.

Электрическая стимуляция ядер шва методом вживления электродов сопровождается выбросом серотонина и вызывает аналгезию. Интимный механизм обезболивания с участием серотонина никак не связан с эндогенными опиатами. Выделение серотонина происходит в терминалях нервных волокон, направленных к спинальным нейронам верхних рогов.

Структуры сильвиева водопровода, ядра шва и другие нейросекретирующие отделы мозга находятся под влиянием коры больших полушарий. Поэтому не удивительно, что болевая чувствительность зависит от эмоционального состояния животного. Сильное эмоциональное возбуждение — страх, ярость, радость — подавляют тупые висцеральные боли. Для положительных эмоций доказано, что они запускают антиноцицептивное влияние через опиоидный механизм и адренэргическую секрецию посредством повышения мотивационного состояния.

Очевидно приспособительное значение купирования болей при отрицательных эмоциях. Животные в состоянии ярости некоторое время не обращают внимания на боли, которые, вне всякого сомнения, должны возникать при серьезных телесных повреждениях. В свою очередь, сами боли при травмировании животного влияют на эмоционально-мотивационное состояние животного. Так, собаки-лидеры групп после серьезных травм переходят на уровень субдоминатов. По крайней мере, в период болезни они начинают подчиняться особям, ранговый статус которых до получения травмы лидером был существенно ниже их собственного.

У низкоорганизованных животных (рыбы, куры) лидера группы после получения им тяжелых повреждений низкоранговые особи могут забить до смерти.

МЕРЫ ОБЕЗБОЛИВАНИЯ ЖИВОТНЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В ветеринарной практике применяются различные приемы болеутоления, которые включают воздействие на систему ноцицепции на самых разных уровнях от болевых рецепторов до центров боли. К сожалению, травмирование животных (следовательно, и болевые ощущения) в условиях неволи имеет широкое распространение.

Боль оказывает негативное влияние на эмоциональное состояние, внешний вид, продуктивность животных и их реактивность по отношению к человеку. Следовательно, боль у животных, заботу о которых берет на себя человек, следует рассматривать не только с позиции этики, но и как фактор, наносящий урон хозяйственной деятельности. В условиях ограничения свободы и жизненного пространства человек обязан оказывать необходимую помощь, включая купирование болей. С этой целью может быть применено хирургическое вмешательство (удаление больного зуба, инородного предмета из ЖКТ или конечностей), наложение повязок, ограничение подвижности конечностей при переломах костей, холод и др. В отдельных случаях для обезболивания применяются электрогипноз, иглоукалывание, электростимуляция сенсорных путей, местное и общее назначение анальгетиков, миорелаксантов и наркотиков.

При сердечных болях показаны средства, улучшающие коронарное кровообращение: нитроглицерин, коринфар, обзидан, этанолол.

В случае непроходящих висцеральных болей (старые собаки, кошки, лошади) применяют средства, действующие на центральные структуры ноцицепции, например опиаты.

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть, что боль является сильнейшей эмоционально-мотивационной составляющей, которая изменяет поведение животных самым непредсказуемым образом. В то же время дозируемая боль может быть и мощным рычагом управления животными в ситуациях, когда другие способы организации поведения животного не дают желаемого результата.

4.4. СТРАХ

Страх является очень сильной эмоцией некомфортного типа, следствием которой могут быть различные (внешне прямо противоположные) поведенческие реакции.

Биологическое значение страха заключается в том, чтобы усилить индивидуальное восприятие возможной (но не очевидной) опасности и принять срочные меры для уклонения от возможного контакта с источником опасности.

Реакция страха в зависимости от характера раздражителя, обстоятельств, индивидуальных особенностей и состояния животного проявляется унифицировано. Следствием страха может быть:

- реакция затаивания (иммобилизация);
- бегство (мобилизация);
- нападение (при отсутствии выбора).

Р. Хайнд (1975) считает, что первые две реакции развиваются в ответ на один и тот же стимул, но разной силы. Слабый раздражитель вызывает реакцию затаивания. Тот же раздражитель, но большой силы провоцирует бегство. Однако он же и соглашается с тем, что это не абсолютная истина.

Распространено и такое суждение. Бегство (или отступление) возникает в ответ на действие раздражителя большой силы или на определенно невыгодные для животного ситуации. В реакции отступления может быть востребован и личный опыт животного (результат научения).

Реакция страха в форме затаивания (замирания) возникает в ответ на предъявление животному незнакомого или неожиданного раздражителя. Реакция затаивания чисто инстинктивна и не требует научения. Реакция затаивания характерна прежде всего для животных, которые в силу разных причин не имеют возможности

реагировать на пугающий фактор бегством. Так поступают птенцы и детеныши незрелорождаемых животных.

Но реакцию замирания можно наблюдать и у взрослых животных. Так, дикие птицы (синица, воробей, реже домашние куры), когда их берут в руки, имитируют смерть. В ситуации, представляющей для них смертельную опасность, птицы неподвижно лежат на боку или спине с открытыми глазами. Если птицу в таком состоянии аккуратно приподнять и подбросить вверх, она мгновенно «приходит в себя» и улетает (курица убегает).

Аналогичное поведение замирания в состоянии сильного испуга описано и для млекопитающих — мышей, зайцев, лисиц.

У цыплят, как и у других выводковых птенцов, реакция страха сопровождается внезапным возникновением и прекращением специфической вокализации. Писк цыплят вообще свидетельствует об их неблагополучии, которое развивается не только под влиянием испуга, но и других неблагоприятных факторов. При испуге цыпленок издает резкий писк тревоги. Прекращение писка в данной ситуации свидетельствует не о комфортном состоянии птенцов, а о том, что испуг достиг определенной критической величины и перешел в страх. То, что писк цыпленка при испуге следует расценивать как сигнал тревоги и призыв о помощи, подтверждает реакция взрослых птиц на этот сигнал. Действительно, в ответ на тревожный писк цыпленка наседка демонстрирует агрессивное поведение. Однозначно агрессивно ведет себя и петух по отношению к обидчику цыпленка.

Реакция страха у животных развивается в различных ситуациях. Однако предметы и явления, безусловно биологически опасные для животного, у большинства видов вызывают реакцию бегства с первого предъявления. Это врожденно распознаваемые признаки хищника, звуковые сигналы тревоги, исходящие от сородичей. Например, суточные цыплята прекращают писк и затаиваются при тревожном квохтании наседки. Такое же поведение цыплята демонстрируют и при их внезапном затенении в эксперименте.

У взрослых животных реакция на незнакомый объект неоднозначна. Лабораторные крысы при размещении в манеже незнакомого предмета замирают, или убегают, или прячутся. Однако находятся особи, которые хоть и с опаской, но, тем не менее, идут на сближение с предметом с целью его изучения.

В общем случае можно утверждать, что страх возникает либо потому, что *животные сталкиваются с раздражителями, имеющими специфические признаки и свойства, врожденно распознаваемыми животными как опасность. Либо стимулы отличаются от привычных чрезмерной силой, либо стимулы предъявляются животному внезапно.*

Реакцию страха могут спровоцировать и *нейтральные раздражители* в случае их одновременного предъявления и аддитивного восприятия животным.

В других обстоятельствах даже опасные раздражители не вызывают чувства страха у животных. Например, трехнедельные котята в ответ на приближение агрессивно настроенного квохтующего петуха замирают, явно проявляя страх. Но в присутствии кошки-матери эти же котята того же драчливого петуха не воспринимают как потенциальную опасность.

У животных, ведущих групповой образ жизни, чувство страха усиливает частичная или полная изоляция отдельной особи от сородичей. Интересно, что размещение в клетке зеркала снижает уровень страха у изолянта.

Продолжительность ощущения страха зависит от характера раздражителя. И реакция избегания опасности будет продолжаться до тех пор, пока животному не удастся выйти за пределы сферы влияния опасного фактора.

Если восприятие опасности затягивается, то возможно развитие ситуации в

двух направлениях. Во-первых, возможна выработка габитуации (привыкания) к стимулу, если из числа опасных он переходит в разряд нейтральных раздражителей. Так происходит, когда в семью, содержащую собаку, приносят котенка. Через какое-то время котенок привыкает к виду собаки и перестает воспринимать ее как опасность. Часто собака превращается из потенциального врага в приятеля, опекуна или даже суррогатную мать.

Однако имеются раздражители, по отношению к которым привыкания не вырабатывается. В свое время выдающийся ученый средневековья Абу-Али ибн Сина описал опыт совместного содержания ягненка и волка, которые могли видеть друг друга через разделительную решетку. Ягненок не смог привыкнуть к постоянному присутствию такого страшного соседа, как волк. Под влиянием постоянно ощущаемого страха у ягненка прекратился рост, развились множественные вегетативные и психосоматические патологии. В конце концов животное погибло, и погибло, фактически, от страха.

У специалистов много споров вызывает вопрос о том, *какие локомоторные реакции животных следует относить к внешним признакам страха*. Опасный раздражитель может быть причиной как бегства животного, так и его агрессии по отношению к источнику опасности. Известно, что крыса, загнанная преследователем в угол, нередко сама превращается в агрессора. Кроме того, страх может вызвать и исследовательское поведение животного.

В этом отношении можно согласиться с точкой зрения А. Ф. Фрейзера и Д. М. Брума (1997), которые рассматривают страх как неоднородное состояние с неоднозначными внешними проявлениями испуганного животного. По их представлениям, с одной стороны, страх — это реакция приготовления животного к опасности с активизацией симпатоадреналовой регуляции, а с другой стороны — реакция на возникшую и зафиксированную реально существующую опасность.

Второй пункт объясняет этиологию агрессивного поведения животных в состоянии страха. Наверное, все наблюдали за тем, как большого и сильного ястреба в небе атакуют маленькие и физически слабые птицы, скажем, ласточки. Иногда к ласточкам присоединяются и более крупные птицы — дрозды, вороны. Нападение группы мелких животных на опасного хищника получило название «мобинг». Причина нападения мелких птиц на ястреба заключается не в реальной опасности, которую представляет хищник, а в страхе перед ним как источником потенциальной опасности.

Чувство страха, возникающее в присутствии хищника, является приоритетной эмоцией, столь биологически значимой, что не исчезает из генетической памяти животных даже спустя много тысяч лет, которые пошли на одомашнивание животных. Тысячи поколений домашних животных выращивались и охранялись человеком и, следовательно, не имели контактов с хищниками. Тем не менее домашние животные распознают хищников без предварительного научения и испытывают перед ними врожденный страх.

У домашних коров, лошадей, свиней страх перед волком настолько силен, что провоцирует у них мобинг при приближении к пасущемуся стаду даже домашней собаки. Особую агрессивность в такой ситуации демонстрирует стадо крупного рогатого скота, если в нем присутствует несколько диковатых нетелей или бык. Такое разъяренное стадо способно затоптать молодую и неопытную собаку вместе с хозяином.

К. Лоренц (1994) объясняет подобное проявление агрессии со стороны мирных животных сильным страхом, который мотивирует сильнейшее стремление к бегству (отступлению), но реализация его невозможна из-за чрезмерной близости источника опасности. Так называемая *критическая реакция* возникает из-за ограниченности пространства, внезапности ситуации,

невозможности отступления. В ситуации безысходности животное использует свой последний ресурс — психологический. Эмоция страха трансформируется в эмоцию ярости.

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ СТРАХА

Страх как эмоция имеет соматическую, вегетососудистую и центральную составляющую. На предыдущих страницах речь шла о внешних проявлениях страха, судить о которых можно по локомоциям и сосудистым реакциям.

Центры страха и ярости находятся в гипоталамусе. По крайней мере, при электрической стимуляции определенных ядер заднего гипоталамуса у кошек, крыс, коз, собак в эксперименте наблюдали вегетативные и соматические проявления страха. У кошек чувство страха моделируется и раздражением некоторых зон переднего гипоталамуса.

П. К. Анохин и К. В. Судаков рассматривают гипоталамус в процессе формирования эмоций вообще и страха в частности как структуру с функцией эмоционального пейсмейкера. Гипоталамус задает определенное направление мотивациям, которые окончательно формируются с участием других структур — лимбической системы и коры.

Удаление коры больших полушарий не влияет на эмоцию страха, хотя адекватность возникновения данной эмоции у оперированных животных бывает нарушенной.

Из других структур лимбической системы прямое отношение к генерации страха имеют миндалины. У обезьян двустороннее удаление или разрушение миндалин приводит к утрате чувства страха перед очевидной опасностью. Змеи, которые у интактных обезьян вызывают панический страх, для оперированных животных становятся нейтральными раздражителями.

Разрушение миндалин у диких животных, для которых человек представляется большой опасностью, приводит к тому, что такие животные утрачивают страх перед человеком и превращаются в ручных животных. Но совместное удаление миндалин и коры больших полушарий превращает диких животных в еще более злобных и неуправляемых.

Центры страха и ярости расположены в гипоталамусе очень близко друг от друга. Вероятно, анатомическая близость этих центров является причиной быстрого перехода страха в ярость. Раздражитель большой силы вызывает возбуждение центра страха, которое иррадиирует в центры ярости. У кошки страх переходит в ярость мгновенно.

У ряда животных, например кошек, мимика страха и ярости базируется на единой вегетососудистой реакции и поэтому имеет размытые границы. В состоянии страха и ярости у кошки расширены зрачки глаз. Сильный испуг характеризуется прижатыми ушами, вздыбленной шерстью, специфическим оскалом и шипением. При этом кошка занимает характерную позу. Кошка может лежать на брюхе поджав конечности и повернув голову на 3/4. При нарастании страха кошка становится на все четыре конечности и занимает характерную всеми узнаваемую позу с U-образным изгибом спины и поднятым вверх распушенным хвостом. В состоянии предельного страха кошка переворачивается на спину и готовится к обороне с использованием всех четырех конечностей и зубов.

В состоянии ярости кошка стоит на четырех конечностях с дугой прогнутой спиной и надутым направленным вверх хвостом. При этом она отводит уши назад и вбок. Взгляд у кошки в состоянии ярости прямой и пристальный (в глаза врагу), а не отведенный в сторону, как при испуге. Иной становится и вокализация: не шипение, а противный вой с грозным урчанием. Об агрессивных намерениях животного свидетельствуют и хлесткие движения хвоста из стороны в сторону.

Таким образом, страх выступает организующим началом срочного оборонительного и частично агрессивного поведения животных.

ГЛАВА 5

АГРЕССИЯ

Агрессия является производной нескольких эмоциональных состояний животного. Она может быть следствием неразрешенного страха, ненависти, фрустрации, других эмоций.

Под агрессией следует понимать действия или угрозу действия одного индивидуума, которые вызывают или могут вызвать гибель, телесные повреждения, боль или ограничение свободы другого индивидуума.

Агрессия является следствием нескольких причин. Агрессия позволяет уклониться от воздействия устрашающего раздражителя. Если иммобилизация не дает результата, а отступление физически невозможно, то желаемый результат приносит наступление. В такой ситуации страх трансформируется в ярость. Ярость как дестабилизирующий внутренний побудительный мотив дает возможность изначально запуганному животному выйти из зоны влияния устрашающего фактора.

Мгновенная трансформация страха в ярость действует обескураживающе на врага. Элемент неожиданности — сильный психологический прием, который спасает слабого в ситуации смертельной опасности перед физически сильным противником. Если враг и не испугается яростных действий слабой жертвы, то наверняка упустит инициативу, возможно растеряется и, в конечном счете, потеряет часть своей наступательной силы. Выигранных секунд или долей секунды жертве может хватить, чтобы выскользнуть из, казалось бы, безвыходной ситуации.

Другой причиной агрессии может быть *индивидуальная непереносимость* близкого присутствия другой особи, т. е. *ненависть*. Зачастую ненависть развивается путем трансформации любви. Однако и в этом случае, как ни странно это звучит, ненависть и возникающая на ее основе агрессия способствуют сохранению жизни и здоровья конфликтующих сторон. Так происходит в волчьей стае или лисьей семье. Пока щенки малы и не могут обходиться без родительской опеки, они пользуются любовью не только своих родителей, но и всех членов семейного клана — старших братьев и сестер, теток, дядей. Они первыми подходят к еде, занимают самые удобные места для отдыха, при необходимости взрослые их тщательно вылизывают. Если щенки требуют от взрослых поиграть с ними, то те охотно идут им навстречу.

Но вот волчата, лисята окрепли, родители научили их ориентироваться на местности, самостоятельно добывать себе пищу, обороняться, обустраивать свое логово. В общем, волчата и лисята стали готовы к самостоятельной, независимой от старших сородичей жизни.

Параллельно с взрослением щенков происходят изменения в их отношениях

со старшими членами семьи. Взрослые перестают их кормить. Молодняку уже не разрешается первым подходить к еде. В ответ на заигрывания щенков старшие демонстрируют агрессию. Родительская любовь в конце концов трансформируется в откровенную ненависть к своим детям.

Агрессивное поведение взрослых по отношению к окрепшему молодняку имеет одну цель — изгнать молодое поколение с территории, которая может прокормить лишь определенное количество животных. Присутствие на этой территории еще одного поколения дестабилизирует экологическое равновесие сложившейся экосистемы, т. е. за счет агрессии стая фактически избавляется от лишних ртов. В данном примере ненависть старших как основа агрессивных действий по отношению к своим детям имеет благую цель: расселение животных, снижение плотности поголовья на единицу кормовых угодий. Изгнание повзрослевших детей с родительских кормовых территорий дает шанс на выживание всем. Родители остаются на своей территории, которая их кормила и будет кормить далее. А дети вынуждены искать и находить новые кормовые угодья, заводить новые семьи, формировать новые биоценозы. Если не отделить молодое поколение от родителей, то возникает опасность гибели всех — и родителей, и детей.

Таким образом, родительская агрессия выступает в качестве эффективного средства сохранения популяции и вида в целом.

Агрессия развивается и на основе фрустрации вследствие неудовлетворенности потребностей и неразрешенности сильных эмоций. Так, голодный зверь представляет повышенную опасность для окружающих, поскольку может напасть на человека и животных. Физически сильный кобель при длительном отсутствии коитальной рецептивности у суки может повести себя очень агрессивно по отношению к другим собакам, человеку и самой суке. При наличии сильной половой мотивации самцы семейства кошачьих (львы, домашние коты) при затянувшейся у самки лактации убивают детенышей (львят, котят). Такие же случаи агрессивного поведения самцов по отношению к детенышам молочного возраста описаны и у человекообразных обезьян.

Выдающийся исследователь поведения животных, классик современной этологии К. Лоренц подметил, что кинематографисты во многих фильмах о жизни диких животных представляют агрессию абсолютно ненаучно как борьбу кровожадных животных всех видов и возрастов, т. е. всех против всех. Только в кино можно увидеть борьбу тигра с питоном, слона с носорогом, крокодила с бегемотом. Теоретически в природе такие сценарии возможны, но маловероятны. Такой конфликт возникает лишь в случае, когда по крайней мере один из участников конфликта психически болен. Межвидовая агрессия наблюдается при заболевании лис, волков и представителей других видов бешенством. Как проявление психического нездоровья специалисты оценивают случаи людоедства у тигров и львов. К этой же категории патологического поведения относят и случаи немотивированного нападения слонов на крестьянские поселения в Индии.

В норме *агрессия рассматривается как средство внутривидовой борьбы* (К. Лоренц, 1994; Р. Хайнд, 1975).

В природе можно обнаружить агрессивные отношения между представителями разных видов. В весеннем лесу дятлы дерутся с белками из-за дупла. Судак-самец в период размножения охраняет гнездо с икрой и нападает при этом не только на представителей своего вида, но и на всех рыб, приближающихся к гнезду. Домашние гуси проявляют агрессивность по отношению к уткам, курам. Наседка нападает вообще на все движущееся с целью защиты своих цыплят.

Межвидовая агрессия имеет понятные корни. Она возникает на основе сильной

доминирующей мотивации (жажда, голод, материнская доминанта, половая доминанта) в условиях ограниченного выбора поведенческих реакций. Межвидовая агрессия имеет своей целью защиту потомства, борьбу за кормовые ресурсы, жизненное пространство.

В формате обсуждаемой проблемы особняком стоят *отношения между хищником и его жертвой*. По внешним признакам и целям охота — это агрессия, поскольку в результате охоты одна из сторон (жертва) погибает или получает телесные повреждения. Однако внутренние побудительные мотивы агрессии и охоты животных различны. В основе агрессии лежат отрицательные эмоции — ненависть или ярость. У охотника совершенно иные мотивации поведения. Кошка, которая охотится на воробья, едва ли испытывает отрицательные эмоции. Ее эмоции во время охоты мало чем отличаются от тех, что у нее возникают при виде колбасы. Во время и после удачной охоты кошку захватывают явно положительные эмоции. С данным тезисом трудно не согласиться, после того как понаблюдаешь за поведением (игрой) кошки с пойманной мышью.

Собаки охотничьих пород перед началом охоты пребывают в возбужденном или даже веселом состоянии. Охота у них абсолютно лишена мотиваций поведения, построенных на отрицательных эмоциях. Когда гончая или борзая собака преследует, например, зайца, она не издает яростного лая или рычания, что характерно для нее при агрессии. В процессе гона зверя собака поскуливает или заливается веселым лаем. Да и мимика собаки в такие моменты не говорит об отрицательных эмоциях. На морде собаки не видно признаков злобы или страха. На охоте мимика собаки аналогична той, что бывает при встрече с хозяином.

Процесс охоты — это работа, которая стоит очень близко к игровому поведению и, следовательно, сопряжена с эмоцией радости.

С позиции потенциальной жертвы охота, безусловно, выглядит как акт агрессии, как источник смертельной опасности. Поэтому у жертвы в данной ситуации формируются исключительно отрицательные эмоции и состояние страха и предельного дискомфорта. Они вынуждают животное к мобилизации всех имеющихся ресурсов — физиологических и этологических — для достижения полезного результата (выживания).

Очевидно, что межвидовая агрессия не является аналогом межвидовой борьбы. Ее скорее следует рассматривать в качестве средства, стимулирующего появление новых форм адаптивного поведения у жертвы в отношениях с хищником. Хищник и жертва постоянно ищут и находят новые этологические приемы успешного сосуществования.

У стадных копытных животных под влиянием опасности, исходящей от хищника, совершенствуется структура стада (усиливается сторожевая функция, совершенствуется иерархия) и происходит отбор животных по резвости, выносливости, скорости бега.

Осторожная и неуловимая жертва, в свою очередь, вынуждает хищника совершенствовать свои физические возможности и навыки охоты. Между хищником и потенциальной жертвой устанавливается численное равновесие, которое обеспечивает сохранение и эволюционное развитие обоих видов.

Волки — вечные спутники северных оленей — никогда не смогут полностью истребить свою жертву. Чаще всего хищнику достаются особи, которые становятся обременительными для стада. Это больные и старые олени.

Интересно, что такие отрицательные эмоции, как ненависть и ярость, куда чаще демонстрируют мирные животные (потенциальные жертвы хищников). Выше уже упоминалось о таком явлении, как мобинг. Нападение мелких животных на более сильного хищника и слаженные совместные

действия мелких птиц представляют пример классической агрессии. Ласточки даже не являются объектом охоты ястреба. Тем не менее они настолько агрессивны по отношению к нему, что могут надолго отравить его существование.

Образцовой организацией мобинга выделяются такие птицы, как галки и гуси. Установлено, что у галок роль мобинга сводится к тому, чтобы показать молодым птицам, как выглядят их враги. Одна из причин легкого приручения галок человеком заключается в том, что у этих птиц нет врожденного механизма распознавания врагов. Старшие птицы передают свои знания молодежи посредством мобинга, одновременно обучая приемам и технике коллективной защиты от врагов.

У других видов, например гусей, имеются врожденные способности распознавать врага (инстинктивный страх перед всяким пушистым, рыже-коричневым, вытянутым и ползущим объектом). По мнению признанного знатока поведения гусей К. Лоренца, мобинг у гусей также имеет целью научение молодняка. Взрослые гуси демонстрируют технику коллективных действий и необходимую вокализацию при появлении хищника. Кроме того, умудренные опытом птицы указывают молодым и неопытным сородичам места, в которых может прятаться хищник, и учат молодняк обходить стороной такие опасные участки на территории их совместного обитания.

Лисы не рискуют нападать на крупную птицу (гуси, утки, казарки), если потеряна внезапность охоты. Даже тревожная вокализация гусей, заподозривших присутствие хищника, расстраивает планы последнего. Не исключено, что решающее значение в отказе лисы от нападения на гусей имеет психологическое воздействие стаи на одинокого хищника. Их решительные согласованные действия, равно как и мощное звуковое сопровождение коллективных действий, психологически разоружает лису. Первоначально положительные эмоции, сопровождающие охоту лисы, при мобинге птиц меняются на отрицательные — страх, тревогу, неуверенность в своих действиях. Смена эмоционального состояния хищника приводит к изменению мотиваций его поведения. Вместо первоначально запланированной охоты лиса затаивается или даже отступает.

5.1. ВНУТРИВИДОВАЯ АГРЕССИЯ

Данный вид агрессии является ее типичным проявлением в животном мире. В целом можно утверждать, что в природе агрессия выполняет видоохранительную функцию (исключение составляет Homo sapiens). При внутривидовой агрессии не всегда оба участника противостояния получают биологический выигрыш. Но даже в случае гибели обоих участников конфликта популяция получает определенный выигрыш.

Агрессия лежит в основе *полового отбора*. Сильнейший самец имеет больше шансов участвовать в процессе воспроизводства. Физически более сильный самец теоретически способен дать и более здоровое потомство. Кроме того, у некоторых видов животных физическая сила самца гарантирует безопасность самке и потомству.

Другая важная задача внутривидовой агрессии — *равномерное расселение животных данного вида в ареале его обитания*. Это выгодно как для отдельного вида животных, так и для биотопа в целом. Равномерное расселение одного вида оптимизирует межвидовые отношения и трофические связи в пределах биоценоза. В результате биоценоз приобретает большую устойчивость и, в свою очередь, гарантирует условия для сохранения видового разнообразия.

Внутривидовая агрессия — раннее эволюционное приобретение. Она характерна как для беспозвоночных, так и для позвоночных животных. Типичным примером

внутривидовой агрессии у насекомых является роение пчел. Роение (деление пчелиной семьи) становится жизненно важной необходимостью, когда в улье возникает угроза перенаселения. В условиях, когда численность пчелиной семьи достигает некую критическую величину, пчелы начинают выращивать молодую матку (самку). Когда молодая матка из личинки превращается в полноценную самку, она демонстрирует агрессию по отношению к старой матке — хозяйке улья. В результате разрастающегося конфликта самок двух поколений старая матка изгоняется из родного дома. Вместе с ней улей покидает и часть пчел.

Таким образом, проблема перенаселения разрешается за счет агрессии молодой матки. В конечном счете деление пчелиной семьи на две части выгодно обеим конфликтовавшим сторонам и виду в целом. Роение гарантирует успешную зимовку, по крайней мере, оставшейся в улье семье. Здесь имеется запас пищи и защита от непогоды. При благоприятных условиях и отделившаяся часть пчелиной семьи сможет подготовиться к зимовке. Очевидно, что внутривидовая агрессия пчел при роении выступает как фактор увеличения численности популяции и вида в целом.

У рыб внутривидовая агрессия ярко проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни. Крупные хищные рыбы (щука, судак, сом, таймень и др.) довольно равномерно распределяются по водоему. Рыбакам хорошо известно, что если удается поймать крупного хищника в определенном месте, то повторения удачи в том же самом участке водоема уже не будет. Анализ содержимого желудка крупного хищника показывает, что эти рыбы не брезгуют и представителями своего вида. Как правило, крупные особи хищных видов проявляют агрессию и поедают более мелкую рыбу своего вида, если та оказывается на территории, занятой ее прародителем.

Агрессивность животных обратно пропорциональна удалению от центра области обитания животного. Этот тезис убедительно подтверждают наблюдения за разными животными: насекомыми, рыбами, птицами. На границе владений обе соседствующих особи чувствуют себя неуверенно. С приближением к центру захваченной территории агрессивность хозяина нарастает, а агрессивность чужака снижается. Как правило, исход схватки двух соседей, охраняющих свои территории, определяет не физическая сила, а то, кто из соперников находится ближе к своему дому.

В процессе преследования побежденного расстановка сил может радикально измениться. Преследуемый петух, оказавшись на своей территории да еще близко к своему курятнику, эмоционально меняется до неузнаваемости. Его страх улетучивается, и уже он сам превращается в разъяренного агрессора. Агрессивность же преследователя на чужой территории мгновенно улетучивается. Бойцы меняются ролями. В конце концов противники устанавливают границу, на которой оба чувствуют себя одинаково неуверенно, а потому ведут себя неагрессивно.

Жизненное пространство можно поделить (или, по крайней мере, не допускать на свою территорию конкурентов) и без прямых физических контактов с телесными повреждениями соперника. Так, у многих видов птиц агрессивность проявляется не в физических действиях, направленных на соседа, а в демонстрации вокальных способностей. Специальные исследования показали, что песня самца зарянки заставляет чужака покинуть занятый участок без драки. Самец с более сильным голосом и более сложной песней может рассчитывать на большую территорию.

Территориальная агрессия ярко выражена у деревенских петухов. Причем они прибегают как к открытой, так и ритуализированной агрессии. Известное пение петухов есть не что иное, как напоминание о том, что на данной территории хозяином является владелец именно этого голоса и что он не потерпит здесь присутствия

другого петуха. Если звуковые предупреждения не имеют результативного влияния на соседа, то петухи сходятся на границе своих территорий, где еще раз прибегают к угрозам ритуального характера. Они соревнуются в силе голоса, демонстрируют свои физические преимущества (величину гребня и сережек, взъерошивают перья, чтобы казаться крупнее). Если и это не помогает, то петухи переходят к активным действиям. В результате обоюдных агрессивных действий петухов граница их владений периодически смещается в сторону побежденного. За счет агрессии петух способен существенно расширить свои владения в ущерб соседу. Причем решающее значение в территориальном влиянии петухов далеко не всегда имеет их физическая сила. У бойцов не меньшее значение имеет уровень эмоционального возбуждения с более выраженной мотивацией агрессии.

У японских перепелов уровень агрессивности особей в составе стаи зависит от полового соотношения самцов и самок. При соотношении самцов и самок 3:10 наблюдается минимальный уровень агрессивности как самцов, так и самок. У птицы данного вида агрессивные действия проявляются в виде давления корпусом и в виде нанесения ударов клювом (рис. 64).

При более широком половом соотношении агрессивное поведение самцов исчезает полностью. Однако при этом возрастает частота агрессивных действий со стороны самок. При узком половом соотношении (5 : 10...7 : 10) среди самцов возрастает частота агрессивных действий. Более того, агрессия у них переходит в гомосексуальные проявления. Очевидно, что половое поведение и агрессия поддерживаются гормоном тестостероном. В условиях, когда самцы не могут полностью разрядить свою половую доминанту через копулятивные действия на самках, они прибегают к гомосексуализму. Однако гомосексуальные отношения не в состоянии в полной мере понизить уровень тестостерона в крови самцов и полностью удовлетворить их сексуальные амбиции.

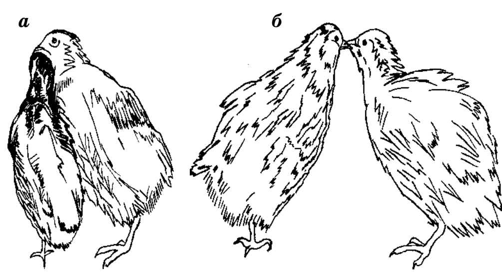


Рис. 64
Стереотипы агрессивного поведения японских перепелов:
а — давление корпусом; *б* — удары клювом.

В этой ситуации включается эмоция агрессии, которая в сложившихся обстоятельствах выполняет адаптивную функцию. Агрессия самцов приводит к тому, что часть самцов исключаются из процесса воспроизводства, т. е. агрессивные действия самцов, направленные на других представителей мужского пола, в определенной степени оптимизируют соотношение полов в группе за счет подавления избыточной половой активности соперников.

У позвоночных животных провокация конфликта на основе агрессии, равно как и его разрешение, могут развиваться в результате ритуальных действий участников конфликта. Наибольшую убедительность в данном случае будут иметь демонстрации поз, локомоций, звуковых сигналов. Например, у мирных карповых рыб демонстрации являются главными признаками агрессивного поведения.

Ритуализированные действия и позы носят видотипичный характер. Так, у воробьиных птиц поза распушения оперенья являет собой готовность к подчинению, т. е. отсутствие агрессии. Но у куриных птиц это же ритуальное действие свидетельствует об агрессивных намерениях птицы.

Могут быть и общие для нескольких видов ритуальные демонстрации с одинаковым смыслом. Например, отворачивание головы от соперника свидетельствует о снижении агрессивных намерений у многих

видов птиц и млекопитающих. А прямой взгляд говорит о готовности к агрессии.

Территориальная агрессивность проявляется не только у птиц, но и у многих видов млекопитающих, и не только одиночных. Так, домашние коты на нейтральной территории чаще всего демонстрируют безразличие и ярко выраженное презрение друг к другу. Во всяком случае, встреча на нейтральной территории не является у них поводом для драки. Однако если один из них оказывается на территории, занятой другим котом, агрессивные действия со стороны «землевладельца» неизбежны.

У домашней собаки в сельской местности проявляется так называемый заборный рефлекс. В пределах своего двора хозяин демонстрирует лютую ненависть и агрессивность ко всему незнакомому при приближении к забору, отделяющему его владения. За забором в пределах своего двора мелкий пес может наброситься на более крупного и физически более сильного пришельца. Однако с внешней стороны забора агрессия пса резко падает или полностью улетучивается по отношению к тому же сородичу.

Надо отметить, что у птиц и млекопитающих в дикой природе агрессия крайне редко приводит к смертельному исходу, т. е. уничтожению одной особи другой. Какими бы свирепыми ни казались сражения представителей одного вида, до смертельно опасных физических повреждений животные свои конфликты не доводят. В пределах каждого вида имеются значимые признаки, по которым животные определяют свой статус в противостоянии с соперником. Это может быть размер животного как косвенный показатель большей физической силы. У оленей и баранов таковым признаком превосходства выступает размер рогов. У животных, маркирующих свою территорию химическими метками, важное (или даже решающее) значение имеет высота нанесения этой метки. Чем выше нанесена метка (например, моча на стволе дерева), тем, вероятно, крупнее и сильнее соперник. Последний способ используют медведи, а также кобели домашней собаки.

Относительная безопасность (с точки зрения распространенности смертельных исходов) агрессивных взаимодействий животных в пределах одного вида имеет морфофункциональную подоплеку. Частично она гарантирована тем, что нервные центры таких резко противостоящих эмоций, как страх и ярость, находятся с непосредственной близости в пределах гипоталамуса. Поэтому для этих эмоций характерна динамичность. При перевозбуждении центра страха за счет иррадиации возбуждением охватывается центр ярости. А центр ярости может по тому же принципу активизировать центр страха.

Большое значение в разрешении конфликта на основе агрессии имеют меры психологического воздействия на агрессора. Такие драчуны, как бойцовые рыбки, петухи и коты, прежде чем вступить в физический контакт, оказывают друг на друга психологическое воздействие. Они демонстрируют ритуальные позы и движения, чем пытаются на расстоянии убедить противника в своем физическом превосходстве и доказать серьезность своих агрессивных намерений. Довольно часто один из соперников не выдерживает дистантного противостояния, отказывается от агрессии, отступает без боя.

Агрессивно настроенные животные прибегают и к тактике «пускания пыли в глаза», применяя косметические и вокальные средства. Например, бойцовые рыбки оттопыривают жаберные крышки с жабрами, расправляют плавники, создают звуковые эффекты, ударяя хвостом по поверхности воды. Агрессивно настроенная особь со стороны выглядит крупнее, чем есть на самом деле. А гидродинамические и звуковые волны от ударов хвоста свидетельствуют о физических возможностях бойца без непосредственного контакта с противником. Уровень ярости и агрессивных

намерений подчеркивает интенсивная окраска тела рыб. В возбужденном состоянии пигментация кожи у бойцовых рыб усиливается многократно; побежденный соперник имеет очень бледную окраску.

Птицы (домашние куры, гуси, индейки) также, прежде чем вступать в драку, используют метод «убеждения на расстоянии». Они активно применяют птичью «косметику». Гребень, сережки и другие образования на голове возбужденных и агрессивно настроенных самцов вследствие усиленного притока крови становятся ярко окрашенными и хорошо видимыми на расстоянии.

У петухов большое значение при дистантном выяснении отношений имеет размер гребня. Эксперименты показали, что купирование гребня у петуха приводит к резкому понижению его иерархического положения. Низкоранжированные особи перестают ему подчиняться.

У индюка, проявляющего агрессию, усиление окраски головных выростов сопровождается эрекцией носового выроста.

За счет оттопыривания пера на шее, хвосте, а также распускания крыльев петухи и индюки существенно увеличивают очертания своего тела. В животном мире физические размеры тела принимаются как аргумент физической силы без дополнительных доказательств.

У индеек, ведущих свободный образ жизни, развито чувство солидарности. Если индюк-вожак готовится к сражению, то получает сильную поддержку со стороны своих родственников. При возникновении опасности, заслышав тревожный крик вожака, все члены родственной группы приходят в состояние повышенного возбуждения. Они начинают призывно «квохтать» и подпрыгивать на месте, хлопать крыльями, демонстрируя таким образом состояние агрессивности. Ритуальная демонстрация силы вожаком, активизация его поведения на основе косметических возможностей, призывная вокализация, а также сплоченные действия других членов стаи зачастую убеждают пришельца (соседского индюка, кошку, а иногда и более серьезного хищника) удалиться с чужой территории без боя. Если границы агрессивного поведения петуха прилегают к курятнику, то у индюка границы влияния значительно шире. Отдельные агрессоры могут доминировать не только на своей, но и на территории, принадлежащей другим индюкам. В отношениях деревенских птиц нередко один из наиболее сильных и агрессивных индюков устанавливает свои правила в садах и огородах ближайших соседей. Доминирующие группы индеек могут вытеснить соседей с их, казалось бы, законных территорий, если сельские дома расположены близко.

Психологическое начало агрессии просматривается и у млекопитающих. Прежде чем начать драку, они пытаются установить свое господство средствами психологического воздействия. У каждого вида животных имеется свой набор предупредительных поз, локомоций и звуков.

Агрессия чаще и ярче проявляется у представителей мужского пола. Так, озлобившиеся и агрессивно настроенные быки начинают рыть землю, используя копыта передних конечностей и рога. При этом они забрасывают землю себе на спину и грозно мычат и ревут.

Жеребцы раздувают ноздри, мощно ржут и так же, как быки, роют копытом землю.

У самцов многих видов животных агрессия сопровождается эрекцией полового члена и частичным мочеиспусканием. Агрессия и эрекция как проявление некоторого полового возбуждения имеют одну и ту же гормональную основу. Агрессия выражена сильнее у самцов с высоким уровнем тестостерона в крови и моче. Кастрация самцов с давних времен используется человеком для подавления агрессивности у жеребцов, быков, хряков.

Уринация особенно ярко выражена у видов, применяющих мочу для маркировки своей территории, например противо-

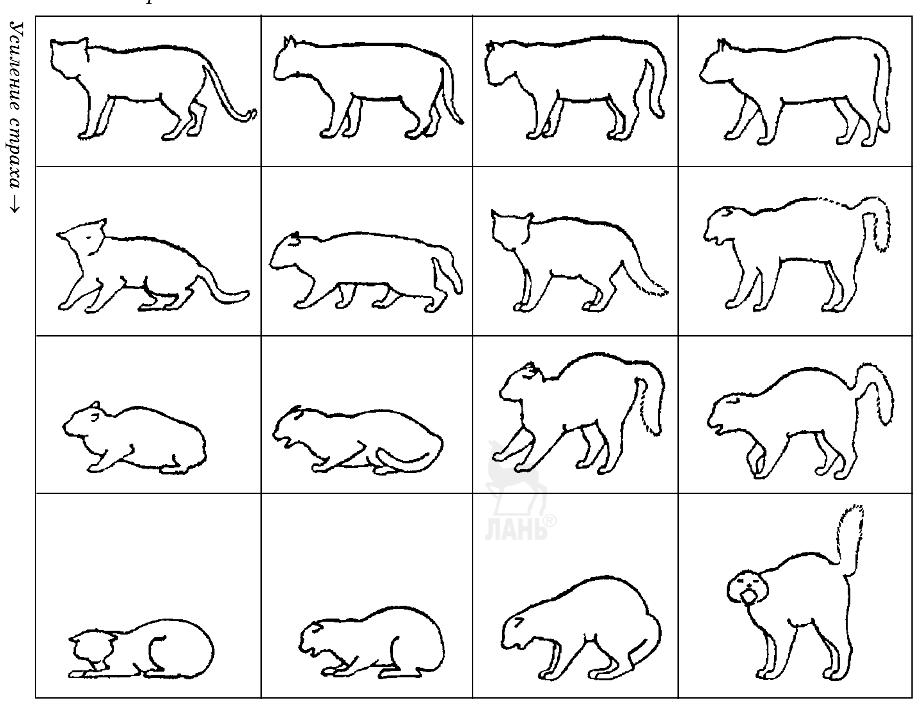


Рис. 65
Ритуальные позы кошки в состоянии страха, переходящего в ярость и агрессию

борствующих котов. Их легко узнаваемые позы агрессии и вокализация постоянно сопровождаются разбрызгиванием мочи.

У животных с хорошо развитой мимикой (кошки, обезьяны) агрессия сопровождается соответствующими мимическими сигналами.

Из приведенного рисунка хорошо видно, что между внешним проявлением страха, ярости и агрессии существует множество промежуточных состояний. Нарастание страха прослеживается по диаметру зрачка глаза. Активизация симпатоадреналового комплекса и адреналиновый выброс при испуге приводят к тому, что зрачок расширяется. Его максимальный размер фиксируют у кошки в состоянии предельного панического страха.

Ярость не имеет зрачковой реакции, если она не развилась из страха. Ярость как функция ненависти формируется на фоне суженного зрачка.

Информативно и общее положение тела и отдельных его частей при агрессии (рис. 65).

Усиление страха сопровождается приседанием на все четыре конечности, отведением головы в сторону и шипением. В предельном состоянии страха кошка переворачивается на спину и выставляет лапы для обороны.

Агрессия характеризуется стойкой на прямых ногах, прямым взглядом, хлесткими боковыми ударами хвоста и грозным рычанием. Промежуточные варианты положения животного в пространстве представляют собой результат компромисса между эмоцией страха и ярости. Наиболее характерная компромиссная поза — это поза 11 (пересечение 3-й строки и 3-й графы). Эта поза свидетельствует об относительной решительности (или нерешительности) как к нападению, так и к отступлению.

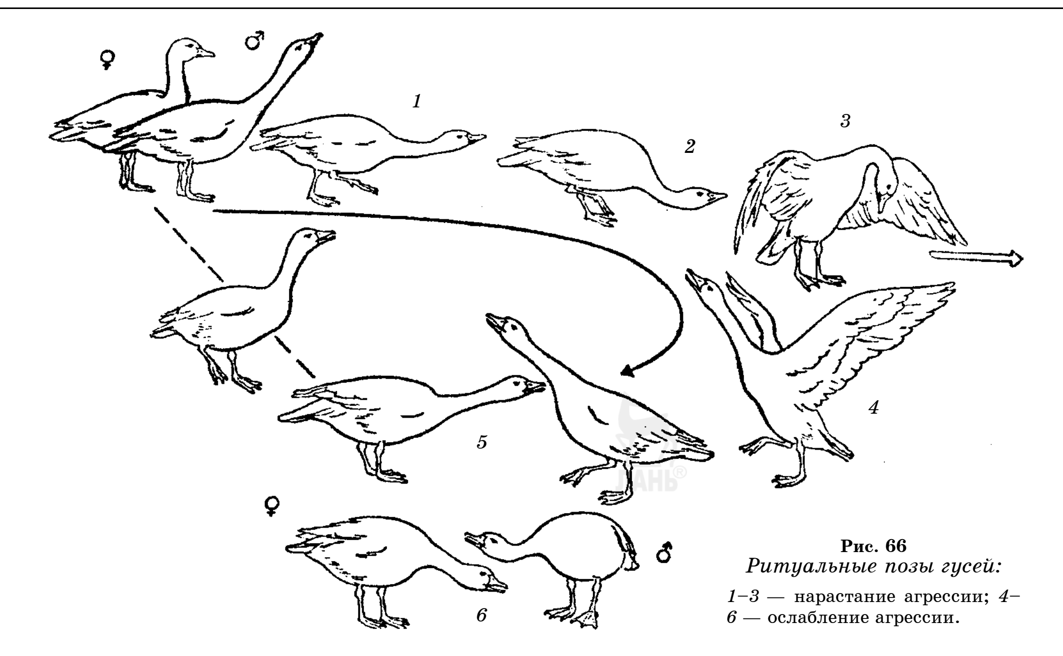


Рис. 66
Ритуальные позы гусей:
1–3 — нарастание агрессии; *4–6* — ослабление агрессии.

У других видов животных прослеживаются свои видотипичные позы агрессивных намерений. Так, у гусей агрессивность птицы подчеркивает положение головы, шеи, положение и движение крыльев (рис. 66).

Ритуальные действия гусака в присутствии противника и самки стереотипичны. В цепочке поз и действий птицы можно выделить 5–6 стереотипов поведения. Результат конфликта агрессивного начала и страха зависит от близости противника и близости дружественной группы. Однозначно агрессивные намерения гусака отражает только позиция 3.

У псовых, помимо положения тела в пространстве, большое информативное значение придается мимике и хвосту (рис. 67).

Сравнение вариантов мимического выражения на морде волка и положений его хвоста показывает, что хвост в большей степени, чем мимика, детализирует эмоции животного. Истинно агрессивные намерения отражают позиции 1.

У слона сигнальное значение агрессивных намерений имеет положение головы, ушей и хобота (см. рис. 55). У этого вида животных весьма информативен такой малозаметный штрих, как направление загнутости кончика хобота. Загнутый вперед кончик (положение 6) означает угрозу, загнутый назад — страх. Демонстрации слона сложны и понятны лишь сородичам. Так, трудноразличимые положения хобота 16, 17 и 18 на рисунке отражают разную степень страха. А схожее положение 19, в котором хобот отводится назад и в сторону, уже означает определенный уровень агрессивности. Положение 10 и 15 противнику не сулит ничего хорошего. Страх трансформировался в ярость. Если слон поднимает голову, забрасывает вверх хобот и оттопыривает уши, то это означает предельный уровень ярости. В этом случае слон становится крайне опасным животным. И тем не менее, прежде чем атаковать, животное предупреждает о своих намерениях и оставляет выбор за противником.

Более слабый противник своими действиями может как усиливать ярость противоборствующей стороны, так и понижать ее. Во втором случае уступающий в силе и агрессивности соперник должен определенным образом проинформировать более агрессивную особь. Определяющее значение

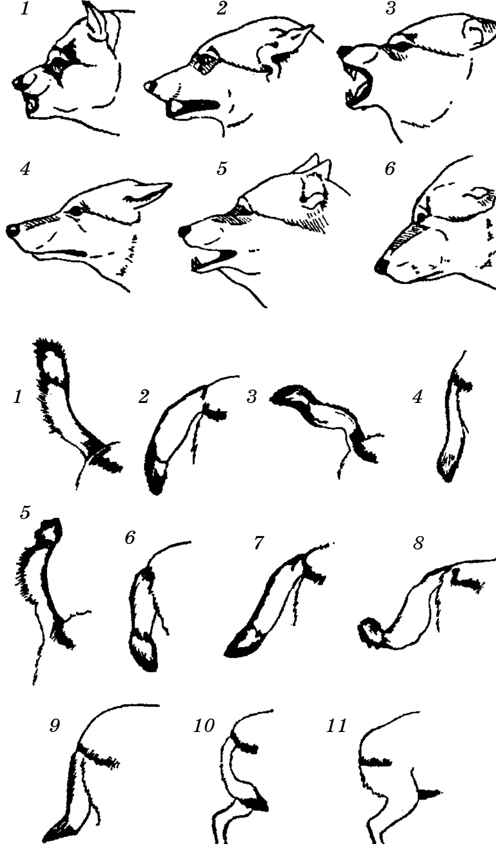


Рис. 67
Мимика и положение хвоста у волка как отражение эмоционального состояния агрессии:
1–11 — разные стадии эмоционального состояния.

в этой ситуации имеют ритуальные позы и локомоции. Они особенно информативны и убедительны у обезьян, кошек и других видов животных с хорошо развитыми эмоциями.

У животных с неразвитой мимикой и не имеющих таких средств сигнального выражения, как хобот, подвижные уши, хвост, не бывает внезапных агрессивных выпадов. У них есть свои способы оповещения врага — локомоции, вокализация, химическое оповещение, сосудодвигательные реакции. В природе даже самый яростный агрессор (не охотник) оставляет противнику возможность разрешить конфликт мирным путем, поскольку в этом заинтересованы обе стороны. В конечном счете членовредительство и тем более поединок со смертельным исходом не выгодны. Поэтому смерть одного из противоборствующих противников, как правило, носит характер случайности. При этом, чем опаснее для жизни повреждение противника, тем менее оно вероятно. Например, ядовитые змеи (гадюки) при конфликте вытягиваются вверх, пытаясь «стать на хвост» (рис. 68).

Противостояние сводится к тому, чтобы как можно выше поднять голову над противником. Такой поединок может иметь и комическое завершение. В порыве быть выше (гипотетически крупнее и сильнее) один из самцов теряет равновесие и падает. Такое падение расценивается как безоговорочная капитуляция. Змеи настолько уверены в относительной безопасности своего поединка, что нередко поворачиваются затылком к ядовитой пасти своего противника.

Теоретически крупные копытные в драке могут наносить друг другу серьезные телесные повреждения. Однако такой исход встречается редко и имеет случайный характер. Уже первый контакт животных позволяет соперникам определиться в своих отношениях.

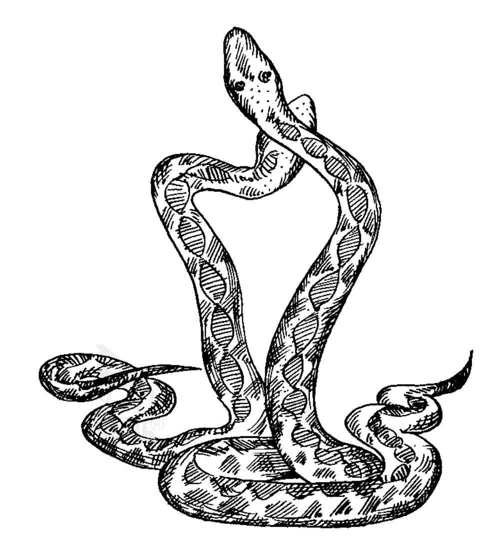


Рис. 68
Ритуализация агрессии самцов гадюки

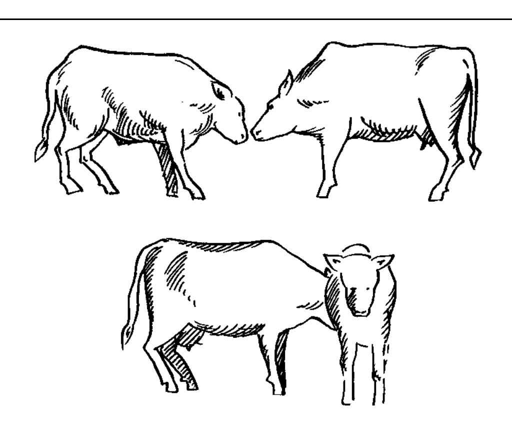


Рис. 69
Агрессивное противостояние двух особей крупного рогатого скота (левая особь — агрессор)

У крупного рогатого скота противостояние скоротечно. Признаком подчинения одного из противников и нежелания дальше развивать конфликт служит разворачивание боком и демонстрация желания убежать (рис. 69).

На рисунке левая особь демонстрирует более высокий уровень агрессивности. Животное справа уступает, повернувшись к сопернику боком. Таким образом конфликтная ситуация разрешается за несколько секунд. При этом животные крайне редко наносят серьезные травмы друг другу, хотя повреждения кожи, глаз и вымени в стадах даже отселекционированных молочных коров — не такая уж редкость.

5.2. АГРЕССИВНОСТЬ И ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

У большинства видов животных агрессия в результате стычки у более слабого противника трансформируется в демонстрацию подчинения. Интересно, что зачастую побежденный самец после стычки приобретает внешние черты самки или пытается демонстрировать позы, в большей мере характерные для самки. Высшей формой покорности служит так называемая «поза подставления».

Поза подставления соответствует поведению самки и позе, которую она принимает перед спариванием с самцом. Особенно ярко этот стереотип поведения проявляется у приматов. Подчиненность более высокоранжированным особям выражается подобным образом не только со стороны самок, но и самцов.

Точно такую же позу принимает и покоренный самец после драки. У самцов павианов гамадрилов таких поз несколько, и они отражают разный уровень покорности (рис. 70).

Подобную трансформацию поведения можно наблюдать не только у приматов. Побежденный и сильно побитый петух зачастую напоминает, буквально говоря, «мокрую курицу». Он прижимает перья (уменьшает свои размеры), приседает на

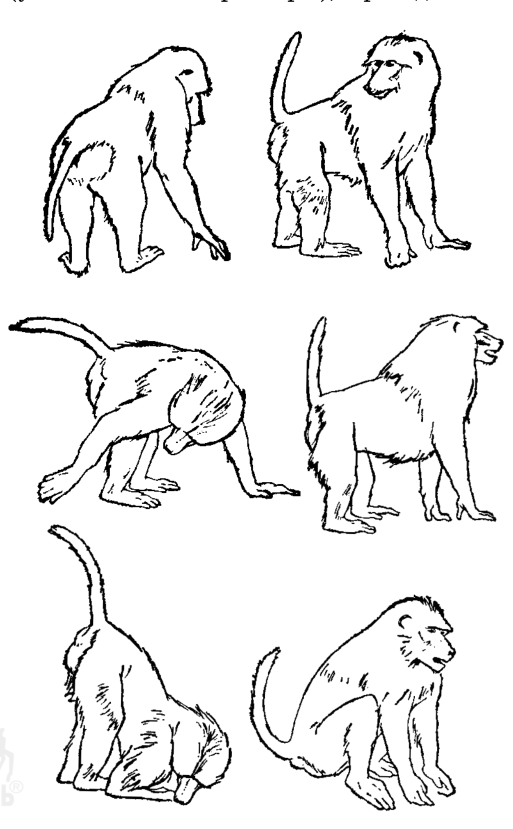


Рис. 70
Позы подставления у самца-субдоминанта павианов гамадрилов как способ снижения агрессивности доминирующей особи

ноги, а то и совсем садится на брюхо, как курица перед спариванием. Такое поведение напоминает подставление у обезьян.

Р. Хайнд (1975) изучал агрессивное поведение у зябликов и обнаружил, что в брачный сезон зяблик-самец начинает демонстрировать агрессию по отношению ко всем птицам в стае. Однако самки, готовые к спариванию, не реагируют на агрессию самца испугом. Они остаются на месте с распушенными перьями. В ответ самец постепенно прекращает свои угрожающие выпады и переходит к ритуалу ухаживания за самкой. Но спаривания не происходит еще несколько дней, поскольку самец испытывает страх перед самкой. Фактически его половое поведение трансформируется в оборонительное с признаками испуга. Образование пар у зябликов не сразу приводит к спариванию. Поведение самки вызывает у самца целый спектр эмоций от страха до ярости. В свою очередь, психическое состояние самца определяет действия самки (от агрессии до страха в форме бегства и подставления для спаривания).

В начале полового сезона в поведении самца превалирует агрессия, которая в большей мере направлена на других самцов, но захватывает и самок. По мере нарастания полового возбуждения у самца снижается агрессивность по отношению к самке и развивается чувство страха. Интересно, что после первого спаривания самец скрывается от самки, охваченный чувством панического страха. При этом самец издает такие же звуки, что и при виде пролетающего над ним хищника.

Таким образом, ухаживания самца за самкой есть компромисс эмоции страха, ярости и полового влечения.

Сходное психоэмоциональное состояние характерно и для млекопитающих. В доказательство этого можно привести наблюдения за беспризорными собаками в период, когда у самки-лидера начинается течка. Молодые и неопытные самцы начинают приставать к суке задолго до того, как она бывает готова к спариванию. В ответ на приставания молодых кобелей самка огрызается и часто задает им хорошую трепку. После нескольких конфликтов такого рода у молодых кобелей развивается чувство страха перед текущей сукой. *Их поведение в стае складывается на основе компромиссных отношений эмоций страха (перед сукой), ярости (по отношению к другим самцам) и полового влечения.*

У собак наблюдается и другая картина с тем же конфликтом внутренних побудительных мотивов. Высокоранговые кобели принуждают молодых низкоранговых сук к спариванию при помощи агрессии и физического давления задолго до того, как самка приходит в охоту. Такие половые контакты ей крайне неприятны и болезненны. В такой ситуации в период овуляции уже *поведение самки балансирует на грани страха и либидо.* Различия между самцами и самками заключается в том, что у самцов повышенный фон андрогенов и в первую очередь гормона тестостерона провоцирует как либидо, так и агрессию. У самок гормональный фон таков, что влияние андрогенов надпочечников в период течки максимально понижено и из репертуара их эмоций выпадает ярость как основа агрессивного поведения.

5.3. ЗАВИСИМОСТЬ АГРЕССИИ ОТ ГОЛОДА, ЖАЖДЫ И ДРУГИХ ЭМОЦИОНАЛЬНО ОКРАШЕННЫХ СОСТОЯНИЙ

Опыт группового содержания птиц, свиней, коз, крупного рогатого скота, собак однозначно свидетельствует, что *голод и жажда повышают общую активность животных и уровень их агрессивности.* При узком фронте кормления субдоминантам достается меньшее количество корма и они страдают от агрессивных действий особей, занимающих более высокое иерархическое положение в группе чаще, чем

при широком фронте кормления (достатке корма).

Агрессивность животных провоцируется фрустрацией. *Фрустрация — невозможность удовлетворить потребность.* Так, у голодных кур наличие, но недоступность корма приводит к частым дракам. В этой ситуации их агрессивность выше, чем в следующих ситуациях:

- птицы сыты, корм доступен;
- птицы сыты, корм отсутствует;
- птицы голодны, корм отсутствует;
- птицы голодны, корм доступен.

У воробьиных птиц в зимнее время возрастает частота драк, что рассматривается как результат влияния голода и холода. Обыкновенно между особями одного вида устанавливается дистанция безопасности. У голодных птиц дистанция «терпимости» возрастает. Как правило, эту дистанцию нарушает подчиненная особь, что приводит к стычке. Сокращение дистанции выступает провокационным стимулом нападения со стороны доминирующей особи. Возможно, что нарушение иерархического порядка субдоминантными особями есть результат возросшей подвижности голодных птиц. Но нельзя исключать и того, что голод может быть самостоятельным фактором дестабилизации иерархии в группе.

Исследователи, работающие с обезьянами, свидетельствуют о том, что у шимпанзе появляется агрессивность, когда животные сыты, но видят, что у них кончается запас бананов.

В предвкушении кормления многие домашние собаки в голодном состоянии проявляют особое дружелюбие и могут принять корм не только от хозяина, но и от посторонних незнакомых людей. Но как только они получают корм и начинают его поедать, у них развивается агрессия не только к посторонним лицам, но и к хозяину.

Жажда по-другому влияет на агрессию. Жажда, являясь сильнейшим эмоционально-мотивационным состоянием, подавляет другие эмоции, включая и те, на основе которых развивается агрессия (ярость и ненависть). В период жестоких засух в африканской саванне складываются идиллические картины. Изнуренные жаждой хищники (львы, гиены, шакалы, гепарды) собираются на водопой к пересыхающему водоему и рядом с антилопами и газелями мирно пытаются утолить жажду. В данном случае проявляется принцип соподчиненности эмоций на основе их биологической приоритетности. Одновременное действие разномодальных факторов, под влиянием которых можно ожидать проявления разных поведенческих реакций, приводит к торможению всех видов активности животного, за исключением наиболее значимой в конкретных жизненных условиях. Это обычная для дикой природы ситуация. В естественной среде обитания на животное одновременно воздействует ряд факторов: угроза со стороны хищников, неблагоприятные погодно-климатические условия (холод, засуха, ураган). Поэтому животные вынуждены делать выбор. И все потребности животного удовлетворяются в определенной последовательности.

Р. Хайнд указывает, что в зависимости от обстоятельств степень доминирования той или иной потребности животного может существенно изменять поведение. Так, в зимнее время большая синица тратит на пищедобывающую активность до 90% времени. Летом на добывание пищи у синицы уходит не более 70% времени. Соответственно, зимой, когда стоит короткий световой день, ограничены пищевые ресурсы и держится низкая температура воздуха, птица сокращает время на дневной отдых и груминг.

Страх оказывает заметное влияние на пищевое поведение животных. Так, умеренные удары электрическим током в зоне расположения кормушки приводят к тому, что лабораторные животные едят интенсивнее, чтобы быстрее выйти из опасной зоны, т. е. страх усиливает пищевую активность.

В другой ситуации, когда в результате острого конфликта один из его участников был принужден к бегству, его пищевая активность полностью подавлялась, развивался «парализующий страх».

В конфликтной ситуации вблизи источника корма у животных развивается «конфликтное» поведение. Типичный пример конфликтного поведения наблюдается у вороны, которая намеревается схватить корм из миски собаки. Птица принимает позу готовности к взлету. Ворона достаточно сообразительна для того, чтобы успешно балансировать между страхом и желанием утолить голод. И чаще всего птица добивается задуманного за счет использования различных поведенческих программ, противостоять которым собака порой не готова. Наблюдения за вороной убедительно доказывают, что конфликт страха и голода приводит к активизации исследовательского поведения, результатом которого становятся новые неожиданные поведенческие реакции, т. е. конфликт двух эмоций является причиной расширения инструментария этологической адаптации.

Эксперименты с цихлидовыми рыбами позволяет проанализировать соотношение между эмоциями страха и ярости. Эти две эмоции находятся в реципрокных отношениях. Страх и ярость не могут проявиться одновременно. Пограничное состояние между этими эмоциями выражается в форме тревоги:

$$\textit{страх} \xleftrightarrow{\textit{тревога}} \textit{ярость}.$$

Чем чаще рыба нападает на соплеменников, тем она слабее реагирует на раздражители, обычно вызывающие реакцию страха. Когда эти две эмоции уравновешены, у рыбы наблюдают неуверенность в поведении, развивается состояние тревоги. В условиях, когда устрашающее влияние фактора среды становится пороговым и сверхпороговым, агрессивные выпады на основе ярости прекращаются. Ярость замещается страхом, что внешне проявляется в реакциях отступления и бегства.

Следовательно, *агрессия может как подавляться, так и подкрепляться различными эмоциями.*

Агрессию провоцируют как внешние раздражители, так и внутреннее состояние животного. Отрицательные раздражители способны существенно усилить степень агрессивности животного, что доказывают эксперименты на лабораторных крысах. Когда в одну клетку помещаются две особи с последующим нанесением животным болевого раздражения электротоком, или одна из них, или обе реагируют на боль агрессивными действиями по отношению друг к другу.

Наличие боли у животного создает трудности при работе человека с ними. Так, молочные лактирующие коровы при наличии боли (травма, воспалительный процесс) наносят удар задней конечностью даже человеку, который их постоянно обслуживает (скотники, доярки). При этом быки-производители вообще становятся неуправляемыми. Подобную картину наблюдают и дрессировщики в цирке. При заболеваниях и ранениях крупные животные демонстрируют повышенную агрессивность не только к посторонним, но и к дрессировщику. Отмечается рост агрессивности и у обезьян при наличии у них боли. Работники зоопарков, например, свидетельствуют об усилении агрессивности животных при зубной боли.

Во всех перечисленных ситуациях боль как внутренний отрицательный раздражитель и эмоция, повышает вероятность нападения животного на человека.

В некоторых случаях развивающаяся на основе боли фрустрация имеет другие последствия — усиление страха и депрессию. Однако это лишний раз подчеркивает психологическую близость эмоций страха и ярости.

Агрессия находится под влиянием и других внутренних состояний. Так, изменение гормонального статуса самцов в период размножения повышает агрессию. У мирных птиц территориальные конфликты весной

бывают только в период половой активности. Повышение концентрации мужских половых гормонов в крови стимулирует агрессию не только у птиц, но и у представителей других классов животных — рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих.

Наблюдения за рыбами, птицами и млекопитающими позволяют сделать обобщающий вывод о том, что при голоде внутривидовая агрессия повышается. Причем в ряде случаев животные стремятся к конфликту активно и целенаправленно. Так, птицы с территориальным поведением регулярно обследуют свои владения, посещают места предыдущих стычек. Деревенские петухи ежедневно патрулируют пограничную территорию. При этом они демонстрируют провокационные действия — движения, позы и звуки, чем принуждают соседа к ответным действиям агрессивной направленности.

У собак — животных с высоко развитой психикой — агрессия имеет специфические внутренние побудительные мотивы: ненависть, дискомфорт вследствие вторжения постороннего на территорию собаки, ревность. Среди собак можно обнаружить патологически агрессивных животных. В отсутствие внешнего раздражителя такая собака активно его ищет с одной целью — дать выход своей ярости или ненависти в форме агрессивных действий.

Таким образом, между эмоцией страха и ярости существуют реципрокные отношения. Проявление той или другой эмоции зависит как от внутреннего состояния животного, так и от внешних условий. Развитие эмоции страха приводит к активизации поведения в форме затаивания или отступления (бегства). Ярость при соответствующем внутреннем подкреплении или наличии внешних провоцирующих стимулов выливается в агрессивные действия. Кроме того, самостоятельной внутренней причиной агрессии выступает ненависть одной особи по отношению к другой и наличие фрустрации на основе неразряженной эмоции.



ГЛАВА 6

НЕАКТИВНЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Судя по объему времени, отводимому на сон и отдых, у некоторых видов животных большую часть жизни занимают именно неактивные формы поведения (ленивцы, кошки). Особенно велика роль сна у животных в начале и конце онтогенеза. Новорожденные (прежде всего незрелорождаемые) спят свыше 20 часов в сутки. У старых животных время сна также увеличено. Например, домашние кошки и собаки в возрасте старше 15 лет спят постоянно, прерываясь лишь для отправления своих физиологических потребностей (питание, дефекация, мочеиспускание, груминг).

6.1. ЭТОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ СНА И ДРУГИХ ФОРМ НЕАКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ

Сон и *отдых* являют собой неактивные формы поведения. Сон (как и активное поведение на основе локомоций) следует рассматривать как реакцию адаптации животного организма к изменяющимся условиям среды обитания или изменению внутренних констант с целью сохранения гомеостатического равновесия.

Большинство видов животных имеют четкое чередование сна и бодрствования в связи со сменой дня и ночи. В то же время нельзя отрицать и того, что сон подавляющего большинства животных имеет *полифазную* природу. Животные с полифазным сном в течение суток многократно погружаются в сон и просыпаются для активных действий.

Однако между отдельными фазами сна животные некоторое время пребывают в некоем пограничном состоянии: они дремлют, потягиваются, зевают.

В целом приуроченность активности животных к определенному времени суток объясняется доступностью пищевых ресурсов и наивысшей эффективностью работы сенсорных систем животных в то или иное время суток. И соответственно, неактивное состояние животных приходится на время, менее благоприятное для питания и социального взаимодействия.

Монофазный сон встречается в пределах класса млекопитающих редко. Для этой формы сна характерно то, что животное спит достаточно длительное время не прерываясь. Эту разновидность сна можно наблюдать в тех случаях, когда индивидууму гарантирована безопасность на этот период, например у человека, высших приматов, некоторых видов ночных животных (летучие мыши, совы) или у тех животных, которые в силу своих физиологических особенностей не в состоянии вести активный образ жизни в то или иное время суток.

Наиболее цельные представления о сне и отдыхе в научной литературе имеются

только для домашних животных, что объясняется тем, что только домашние животные доступны для круглосуточного наблюдения. Так, Y. Ruckebusch (1972) приводит следующие средние данные для нескольких видов домашних животных (табл. 9).

Продолжительность сна зависит от возраста животных и существенно корректируется их физиологическим состоянием и рядом абиотических факторов (условия содержания, голод, жажда, половая активность, погодные условия, миграционные процессы). Так, животные, испытывающие жажду или голод, имеют повышенную мотивировку поискового поведения. А, скажем, домашняя кошка в состоянии эструса имеет измененный баланс суточного времени в пользу активного полового поведения за счет сокращения (или даже полного исключения) других форм активного и неактивного поведения.

Полифазный сон, характерный для большинства животных, с этологической точки зрения сложнее монофазного сна приматов. У человека, особенно в раннем онтогенезе, переход из состояния бодрствования в состояние сна осуществляется сравнительно быстро. У животных границы между бодрствованием и сном более растянуты. Изначально полифазный сон — это адаптация к потенциальной опасности. Полифазный сон позволяет животному одновременно отдыхать и быть настороже в течение дня и ночи. В природе опасность присутствует круглосуточно. Следовательно, полифазный сон можно считать эффективным способом контроля за средой обитания во время отдыха.

Таблица 9

Суточный баланс активного и неактивного поведения животных

Вид животного	Время суток	Активное состояние	Дремота	Сон
Крупный рогатый скот	День	10,6	1,2	0,2
	Ночь	1,9	6,3	0,2
	Всего	12,5	7,5	4,0
Лошади	День	12,9	0,9	0,6
	Ночь	5,3	1,5	2,8
	Всего	18,2	2,4	3,4
Свиньи	День	7,4	2,5	2,0
	Ночь	4,4	2,5	5,2
	Всего	11,8	5,0	7,2
Овцы	День	10,0	1,6	0,6
	Ночь	5,9	2,7	3,2
	Всего	15,9	4,3	3,8

При детальном анализе неактивного поведения животных исследователи выделяют четыре этологически и физиологически самостоятельных состояния (табл. 10).

Физиологическая и этологическая значимость полифазной природы сна доказывается и особенностями этого состояния организма у вторичноводных животных. У дельфинов акты вдоха и выдоха являются произвольными процессами, т. е. при потере сознания и в состоянии сна у этих животных дыхание должно прекратиться. Тем не менее сон является облигатным компонентом неактивного поведения дельфинов. Они регулярно ежедневно впадают в состояние сна. В то же время на протяжении суток у них не прекращается и дыхание (газообмен). Секрет заключается в том, что у дельфинов головной мозг обладает способностью к функциональному разъединению левой и правой половин. Во время сна одна из половин мозга остается в активном состоянии. Бодрствующая половина обеспечивает произвольное дыхание дельфина. Сон развивается поочередно то в правой, то в левой половине мозга. Это доказано методом электроэнцефалографии (рис. 71).

Особой разновидностью неактивного поведения является *сезонный сон* животных. Сезонный сон (спячка) наблюдается в природе в связи с наступлением какого-то неблагоприятного сезонного климатического явления. Данный тип поведения возникает в условиях, когда физиологические, биохи-

Таблица 10

Характеристика неактивных форм поведения животных

Состояние животного	Внешнее проявление
Замирание	Животные находятся в положении стоя. Периодически переминаются с ноги на ногу. Другие локомоции отсутствуют. Животное находится в состоянии ожидания какого-то события (например, жвачные перед отрыгиванием, свинья в состоянии эструса, кошки и собаки при выслеживании добычи)
Отдых	Характерно расслабление скелетной мускулатуры и принятие животным удобной позы. Отсутствует нервное напряжение. Характерны видотипичные позы: лошадь стоит, жвачные могут стоять, но обычно лежат с вытянутыми конечностями и шеей, свиньи только лежат; кошки и собаки в положении сидя, но чаще лежат
Дремота	Состояние возникает вследствие развития предыдущего (отдыха). Поза у разных видов животных различна, но чаще животные занимают положение лежа. Веки тяжелые, глаза эпизодически закрываются. Собаки держат голову навесу или кладут на вытянутые передние конечности. Куры на насесте сидят со слегка взъерошенными перьями, опущенным хвостом и втянутой шеей. Некоторые животные могут дремать в состоянии сидя (кошки, собаки, КРС) или даже стоя (лошади, КРС); свиньи — только в положении лежа. Для всех видов характерна пониженная реактивность на внешние раздражители
Сон (медленный и быстрый)	Характерна наиболее удобная поза — лежа. Куры предпочитают спать сидя на насесте. Кошки сворачиваются «калачиком», накрывая нос хвостом или передней лапой. Похожее положение занимают и собаки, но могут спать и в положении лежа на боку с вытянутыми ногами и шеей, а также на спине. Свиньи и лошади (глубокий сон) спят только в положении лежа. КРС спит в положении лежа на боку или изгибая шею в каудальном направлении. У спящих животных эпизодически наблюдают быстрые движения глазных яблок, клонические сокращения поверхностных мышц опорно-двигательного аппарата, подергивание ушей, хвоста, пальцев и вибрисс (кошки, собаки). При быстром сне животные не реагируют на раздражители разной силы

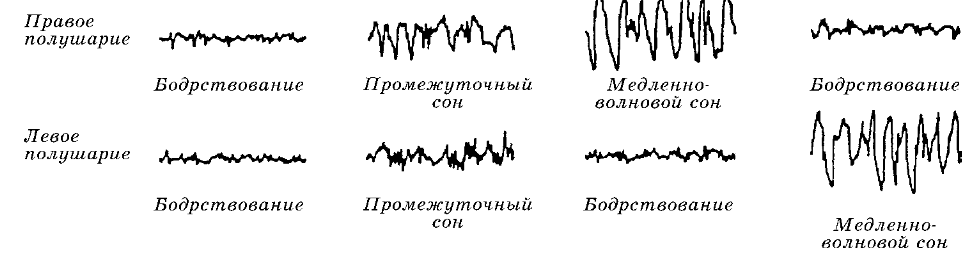


Рис. 71

Электроэнцефалограмма левой и правой половины мозга дельфина во время сна

мические изменения организма, равно как и активные действия, не дают результатов в плане сохранения констант внутренней среды, т. е. гомеостаза. Поэтому спячку следует рассматривать как реакцию адаптации к изменению среды обитания животного за счет временного (частичного или полного) выключения обмена веществ животного организма из процесса активного взаимодействия с внешней средой.

Сезонная спячка характеризуется прежде всего снижением локомоторной активности, а нередко и полным оцепенением животного. Алгоритмы активного поведения не позволяют адаптироваться к холодным и/или голодным временам многим представителям самых разных групп животного мира. Так, в районах с холодной зимой большинство насекомых (мухи, осы, шмели и др.) пребывают в состоянии спячки большую часть года.

В умеренном климате с наступлением холодов снижают свою метаболическую активность большинство видов рыб. Как

только температура воды в водоеме опускается до 4–6°С, в состояние зимнего оцепенения впадают такие виды рыб, как сазан, карась, сом. В связи с изменением активности рыб выделяют несколько этологически отличных состояний — зимовку, спячку и сон рыб. Зимовка — более распространенное явление. Она характеризуется тем, что большинство представителей данной популяции (но не все) прекращают питание и концентрируются в таких местах водоема, в которых вода не промерзает до дна (ямы, русло реки). У рыб, образующих скопления, в период зимовки отмечают снижение частоты дыхания, замедление частоты сердечных сокращений. Реактивность нервной системы у таких рыб сохраняется. Если их потревожить, то рыбы активизируются. Спячка у рыб характеризуется более глубоким снижением интенсивности метаболизма и большей изоляцией от внешней среды. Так, водящиеся на Чукотке черная рыба и обыкновенный карась на зиму закапываются в ил и впадают в оцепенение. При этом обмен веществ у них практически приостанавливается. Реактивность нервной системы отсутствует. В особо суровые зимы эти чукотские аборигены вмерзают в лед. Не возвращаются к жизни лишь те особи, у которых отмечают промерзание полостных жидкостей.

Следует, однако, подчеркнуть, что у арктических рыб зимовка и спячка — явления редкие. Большинство видов этой зоны активны на протяжении всего календарного года. А некоторые, например сиги, в зимнее время повышают свою активность. Большая часть прудовых и озерных видов в зимние месяцы сильно снижают свою активность или полностью прекращают передвижения по водоему. Данное поведение рыб рассматривают как адаптацию к неблагоприятному кислородному режиму в стоячих водоемах, когда они покрываются льдом и засыпаются снегом. Растительноядные виды рыб умеренных широт (толстолобики, белый амур) используют зимовку для того, чтобы пережить бескормицу. Они уходят в ямы, держатся стаей у самого дна. Зачастую рыба зарывается в тину и ил. Осетровые в зимнее время выделяют большое количество кожной слизи и тем самым как бы обособляются от внешнего мира еще в большей степени.

Спячка рыб встречается во всех типах водоемов (моря, реки, внутренние замкнутые водоемы) и во всех климатических зонах (заполярье, умеренная зона, тропические водоемы). Однако наибольшее распространение спячка и зимовка получают среди пресноводной ихтиофауны умеренных широт. В реках спячка — более редкое явление по сравнению с озерами и прудами. Речное течение обеспечивает равномерный водообмен по всему руслу и производит аэрацию всей массы воды. Причем в зимнее время растворимость кислорода в воде даже возрастает. В реках к зимовке прибегают те виды рыб, для которых пищевые ресурсы становятся недоступными. Это характерно прежде всего для растительноядных рыб.

В определенных обстоятельствах к зимовке прибегает лишь часть популяции вида. Так бывает, например, с аральским лещом. Взрослые особи леща аральской популяции зимой резко снижают свою активность, прекращают питаться и образуют зимовальные скопления. Образование скоплений рассматривается как дополнительная адаптация: в группе у рыб понижается обмен веществ.

Неполовозрелые же особи продолжают активный образ жизни. Такое поведение рыб имеет большой биологический смысл. Для успешной зимовки и спячки необходимы энергетические ресурсы — отложения жира в теле. Но интенсивно растущая молодь не успевает за летний сезон создать запасов жира — нутриенты рациона используются на рост и развитие. Поэтому неполовозрелая рыба, имеющая высокий уровень обменных процессов и не имеющая внутренних резервов, для выживания вынуждена зимний период проводить в активном состоянии.

Обыкновенно для взрослых рыб сигналом для снижения пищевой активности и к началу зимовки служит понижение температуры воды в водоеме. Однако если рыба в летнее время в силу разных причин (скудная кормовая база, неблагоприятный гидрохимический режим) не достигла необходимой упитанности, она продолжает питаться и не переходит в состояние зимовки и тем более спячки.

Экспериментально доказано, что у рыб продолжительность выживания при температуре воды около 0°С зависит от количества резервного жира в теле.

Средний процент жира в теле рыб:

- пикша — 0,2;
- треска — 0,3;
- судак, щука — 0,5;
- окунь — 0,7;
- сазан — 1,5;
- сом — 4,0;
- лещ — 5,5;
- скумбрия, осетр — 8,0;
- кета — 10,0;
- белорыбица — 18,0;
- угорь речной — 22,0;
- хамса — 23,0.

Распределение жировых отложений в теле рыб имеет видовую специфику. У тресковых рыб, а также акул жир концентрируется в печени. В брыжейках его содержание очень низкое. У миног и угрей жир накапливается в скелетной мускулатуре. У карповых рыб главным депо жира служат брыжейки.

Для успешной зимовки и спячки рыб большое значение имеет не только количество запасенного жира, но и его качество. В зимнее время рыба нуждается прежде всего в жирах, богатых насыщенными жирными кислотами. В энергетическом отношении такие жиры более предпочтительны, чем другие органические вещества. К тому же они обладают более стабильными физико-химическими свойствами в условиях температур, приближающихся к нулю.

Подобным образом переносят холодное время года не только рыбы, но и другие пойкилотермные животные — земноводные, пресмыкающиеся (лягушки, жабы, ящерицы, змеи). Продолжительный зимний сон в этологической литературе называется *гибернацией*[42]. Вынуждены пережидать зиму в сонном состоянии и некоторые группы млекопитающих (медведи, грызуны, летучие мыши). Распространенность зимней спячки в животном мире можно проиллюстрировать на примере фауны одной из многочисленных областей нашей страны следующей статистикой (табл. 11).

Таблица 11

Распространенность спячки среди наземных позвоночных Орловской области

Группа животных	Активны зимой	Впадают в спячку	Мигрируют на юг
Земноводные	—	11 (100%)	—
Пресмыкающиеся	—	6 (100%)	—
Птицы	34	—	190
Млекопитающие	33	19 (36,5%)	—
Всего:	67	36 (34,9%)	190

На территории Орловской области в 1940-е гг. обитало 293 вида наземных позвоночных. Из них 36 видов, т. е. 12%, впадали в зимнюю спячку. В зимнее время активными оставались 67 видов. 190 видов птиц (85% от их общего количества) на зиму улетали на юг (Н. И. Калабухов, 1946).

В спячку впадают как одиночные, так и коллективные животные. Летучие мыши на зимовку собираются группами по 10–100 особей. Есть сообщения о том, что на период зимнего сна в некоторых районах Южной Америки летучие мыши собираются в колонии, которые насчитывают 10 000 особей в одной пещере. Жабы спят в одиночку.

[42] *Мак-Фарленд Д.* Поведение животных. М., 1988.

Для зимней спячки животные используют различного рода убежища, которые позволяют им уклониться от прямого воздействия суровых холодов, бескормицы или угрозы со стороны хищников. Насекомые могут на зиму закапываться в землю, прятаться в опавших листьях или залезать под кору деревьев. Лягушки закапываются в ил, жабы — в землю.

Змеи забираются для спячки в подземные норы, причем некоторые из них (гадюки) образуют большие группы. Другие змеи, например ужи, чаще впадают в зимнюю спячку в одиночку.

Среди млекопитающих также имеются виды животных, которые предпочитают зимовать в одиночку или группой. Скажем, хомяки и суслики зимуют в одиночку. А сурки (степные, сибирские, альпийские) залегают в зимнюю спячку целыми семьями. Раскопки зимовальных нор сурков показали, что эти животные зимуют группами от 2 до 16 особей и не создают кормовых запасов.

Бобры создают сложные инженерные сооружения — хатки, плотины и пещеры. Грызуны строят систему подземных ходов. Некоторые животные на период спячки заготавливают корма (бурундук, хомяк). Например, в зимней спальне бурундука исследователи обнаруживают по 5–8 кг зерна (ячмень, подсолнечник) и орехов. Такие животные, как сони, не строят сложных сооружений для зимней спячки. Ученые находят их спящими в гнездах в дуплах, а также на земле в старой листве.

Зимние убежища грызунов могут иметь и сложную конструкцию. Так, суслики, сурки, хомяки забивают вход в зимнее жилище землей, чтобы предотвратить проникновение нежданных гостей (рис. 72).

Система ходов этих грызунов включает специальные спасательные камеры на случай затопления норы паводковыми или иными водами. Эти камеры устраиваются так, чтобы при затоплении гнездовой камеры у животных была возможность дышать и прокопать ход на поверхность земли. У сусликов в зимовальных норах устраиваются и специальные водоотводные каналы.

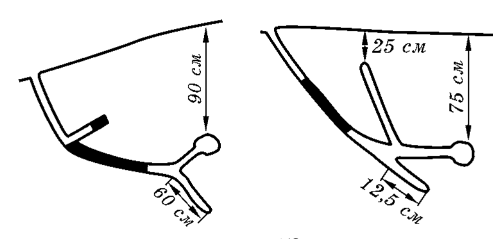


Рис. 72
Земляные пробки в норах сусликов

Продолжительность зимней спячки определяется длительностью неблагоприятного периода. Обычно животные начинают проявлять сонливость, когда температура воздуха опускается до +10°С. На территории Воронежской области степной сурок байбак засыпает во второй половине сентября, а просыпается в апреле. В среднем продолжительность спячки этого грызуна составляет 6,5 месяцев. В более северных регионах (Чувашия) сурок спит на месяц дольше, засыпая в конце августа. Однако помимо температурного фактора начало спячки определяет и кормовой фактор.

Медведи и барсуки не делают кормовых запасов, но к осени накапливают большое количество внутреннего (полостного) и подкожного жира. Этот энергетический материал используется на поддержание основного обмена, а у беременных медведиц — еще и на развитие плода во время спячки.

Во время спячки животные используют запасы питательных веществ очень экономно. Это становится возможным и потому, что у них резко снижается интенсивность обмена веществ. Температура их тела приближается к температуре укрытия. Так, если у летучих мышей в активном состоянии температура тела составляет 38°С, то во время спячки она опускается до 0,1°С[43]. У ежа температура тела падает с 34–35°С до 2–4°С. У большинства зимнеспящих грызунов (сурок, суслик, хо-

[43] *Калабухов Н. И.* Спячка животных. М., 1946.

Таблица 12

Изменение температуры тела и частоты дыхания у млекопитающих при спячке

Вид животного	Состояние	Температура тела, °С	Частота дыхания в минуту
Сурок	Активное	33–37	20–24
	Спячка	3–12	2–3
Хомяк	Активное	35–38	32
	Спячка	5,0–10,0	8
Суслик	Активное	35–38	100–360
	Спячка	3–9	1–15
Еж	Активное	35–34	50
	Спячка	2–4	4–5
Летучая мышь	Активное	37,5–38,5	96
	Спячка	0,1–3,0 (до –4)	5–6
Соня	Активное	37–38	20–40
	Спячка	1–3	0,1–1,0

мяк, соня) в летнее время температура тела равна 37–38°С, а зимой — 0,7–7,6°С.

Частота дыхания у животных в спячке также резко понижается (табл. 12).

У животных во время зимней спячки отмечают нерегулярность дыхания. Серии регулярных дыхательных движений чередуются с паузами продолжительностью от 4 до 8 минут. Интересно также и то, что в спячке изменяется соотношение между продолжительностью вдоха и выдоха у животных. На фоне активного дыхания (летом) вдох у животных в процессе зимней спячки значительно короче по сравнению с выдохом. Снижается не только интенсивность газообмена, но и соотношение между потребляемым кислородом и выделяемым углекислым газом. Например, сурки в спячке потребляют в 41 раз меньше кислорода и в 75 раз меньше выделяют углекислого газа. Для спящего сурка обычным явлением считается падение дыхательного коэффициента с 0,8 до 0,5–0,4. Подобное явление описано и для других зимнеспящих млекопитающих. У сони дыхательный коэффициент падает до рекордной отметки 0,23.

Изменения, происходящие в организме животных во время зимней спячки, отражаются на химическом составе и физических свойствах их крови. Снижение температуры тела повышает растворимость газов в крови спящих животных. Если кислородная емкость крови у животных в активном состоянии и во время спячки примерно одинакова, то концентрация углекислого газа существенно возрастает (Н. И. Калабухов, 1946; табл. 13).

Накопление углекислого газа в крови животных в спячке относят к изменению функционального состояния легких и снижению активности карбоангидразы, которая катализирует процесс диссоциации растворенной в крови угольной кислоты на H^+ и HCO_3^- и последующую диссоциацию $NaHCO_3$. Снижению интенсивности газообмена спящих животных способствует и накопление CO_2 в закупоренных землей норах. Концентрация углекислого газа в норах грызунов в процессе спячки возрастает многократно. В результате повышенного содержания CO_2 в дыхательном воздухе возрастает его содержание и в альвеолярном воздухе. А это резко повышает парциальное давление CO_2 в альвеолярном воздухе. Основной механизм газообмена между легкими и венозным кровотоком (разница парциального давления) блокируется. Поэтому концентрация углекислого газа в крови возрастает.

Таблица 13

Содержание кислорода и углекислого газа в крови во время зимней спячки (см³ в 100 мл крови)

Вид животного	Состояние животного	Температура тела, °С	Газ	
			O_2	CO_2
Сурок	Активное	35,8	15,3	41,3
	2-й день спячки	10,4	15,4	63,2
	10-й день спячки	8,8	15,7	76,2
Хомяк	Активное	35,3–37,7	18,3	44,8
	Спячка	10,0	18,9	63,9

Здесь уместно отметить и то, что у спящих животных чувствительность дыхательного центра к CO_2 крови чрезвычайно низка. При зимней спячке запредельная для активных животных концентрация CO_2 в крови не вызывает одышки.

С другой стороны, потребность животных в кислороде во время зимней спячки понижена.

Еще в начале XIX столетия было установлено, что в состоянии зимней спячки или окочения животные потребляют очень мало кислорода. Летучие мыши и ежи в бодрствующем состоянии, будучи опущены в воду, задыхались спустя 2–3 минуты. Спящие летучие мыши пребывали без всякого вреда под водой до 16 минут. Спящий еж ожил после пребывания под водой в течение 29 минут (Н. И. Калабухов, 1946).

Спячка сопровождается снижением концентрации глюкозы в крови животных. Еще в позапрошлом веке Рафаэль Дюбуа при изучении спячки у сурков обнаружил понижение концентрации сахара в их крови. По его данным, при температуре тела животных на уровне 35–36°С (активное состояние) концентрация сахара в крови лежала у разных особей в пределах 117–214 мг%. При понижении температуры тела до 10°С (спячка) концентрация сахара падала до 10–70 мг%.

Исследователи описали такое же явление у многих животных. Во время спячки у суслика уровень глюкозы падает до 24–89 мг% против 150–200 мг% у активных животных. У бурундуков перед спячкой сахар присутствует в количестве 150–180 мг%, а в середине спячки (декабрь) этот показатель крови падает до 60–75 мг%, т. е. в 2,5–3 раза. Однако обнаружены и прямо противоположные состояния углеводного обмена у животных во время спячки.

Основоположник классической физиологии К. Бернар указывал на то, что в процессе подготовки к спячке и в процессе самой спячки у животных увеличиваются запасы углеводов в органах и тканях. У сурка в летнее время концентрация гликогена в печени очень низкая — от 0 до 20 мг%. Но уже на 4-й день спячки она увеличивается многократно и составляет 600 мг%. На 7-й день зимней спячки в печени сурка обнаруживали 800–900 мг% гликогена, а на 10-й — уже 1635 мг%.

Этому явлению можно предложить два биохимических объяснения. Спячка включает механизм активизации процесса глюконеогенеза, т. е. образование глюкозы и ее резервной формы гликогена из жира.

Возможно и другое. Накопление гликогена является результатом снижения потребности организма в глюкозе во время спячки и переключения метаболизма животных на использование жиров в качестве основных источников энергии.

Очевидно, что низкое содержание сахара в крови животных в период спячки достаточно для обеспечения центральной нервной системы. Энергетические же потребности висцеральных органов и опорно-двигательного аппарата обеспечиваются не за счет углеводного, а за счет жирового обмена.

На юге России суслики за лето прибавляют в весе на 80–100 г за счет жироотложений. При подготовке к зимовке соня орешниковая увеличивает свою живую массу с 15 до 35 г за счет жироотложений. Вес ежей за лето увеличивается в 2,5 раза. Тарбаган за счет жироотложений увеличивает массу своего тела на 30–50%. Интересно, что довольно часто животные в начале спячки продолжают прибавлять в весе, не питаясь при этом. Так, у сурков в первые 3–5 дней зимней спячки наблюдают увеличение веса тела на 0,10–0,15%.

Местом отложения жира у животных перед спячкой является подкожная клетчатка, где толщина его отложений, например у сурка, достигает нескольких сантиметров. Однако начинается жироотложение с внутренних органов. Летом при хороших кормовых условиях жир откладывается в сальнике и вокруг некоторых органов, образуя капсулу (вокруг почек, яичников, сердца).

У животных, впадающих в спячку, имеется и специфическое депо жира — это так называемая *железа спячки*. Данное образование находится в грудной полости у позвоночника. У голодающих активных животных она представлена соединительнотканной губчатой массой, которая по мере приближения осени заполняется жиром.

В процессе спячки животные ежедневно расходуют за счет жироотложений от 0,1 до 0,4% живой массы. Однако уровень использования жира зависит от активности обмена веществ. В условиях контролируемого эксперимента сурки при голодании в активном состоянии теряли 3–4% живой массы в сутки. В начале зимней спячки эти потери снизились до 0,24–0,35%. В состоянии глубокой спячки ежедневные потери живой массы сурка достигли уровня 0,1 %.

По данным разных авторов, ежесуточные потери живой массы во время спячки у сусликов составляют 0,18–0,48%, у ежа — 0,24%.

За весь период спячки млекопитающие животные теряют от 30 до 50% живой массы (табл. 14).

Таблица 14

Потери живой массы животных за время зимней спячки

Вид животного	Продолжительность спячки, дни	Потеря живой массы, %
Сурок	163	35
Суслик	156	43
Еж	127	31
Летучая мышь	162	34

Из спячки животные, как правило, выходят, имея некоторый запас внутреннего жира. Он позволяет животным избежать резкого перехода на активное питание, поскольку смена источников энергии для обеспечения метаболизма требует некоторого времени. Однако если упитанность животного осенью была недостаточной, то возможно и раннее пробуждение от спячки. Так случается, например, с бурыми медведями.

Смертельную опасность представляют не только низкие температуры и зимняя бескормица. В природе наблюдаются и другие варианты сезонного сна. Так, засуха служит причиной спячки в летнее время у степных черепах Средней Азии. Эти растительноядные животные к середине лета практически лишаются кормовой базы: вся растительность к этому времени выгорает под лучами солнца. Да и степные суслики зачастую начинают спячку не в сентябре, а в июле из-за недостатка влаги (сочной растительности), т. е. в последнем случае фактически летняя спячка (*эстивация*) плавно переходит в зимнюю (*гибернацию*).

Сигналом для начала летней спячки животных, обитающих в засушливых районах, служит количество влаги в растительности. Исследователи установили, что суслик-песчанник впадает в летнюю спячку, как только содержание влаги в траве снижается до 5–18%. Карликовый мышиный лемур (Cheirogaleus medius), обитающий в тропиках, переходит в состояние спячки, когда температура воздуха достигает 30°С. У этого животного суммарное время летней спячки превышает 7 месяцев.

Засуха является причиной летней спячки многих африканских и американских рыб, обитающих в придонном слое водоемов, которые летом пересыхают полностью. Наиболее ярко летняя спячка выражена у двоякодышащих рыб — африканских Protopterus и американских Lepidosiren. Представители этих родов в период засухи зарываются в ил и проводят в неподвижном состоянии весь неблагоприятный период. На это время у рыб резко понижается обмен веществ, и жизнь поддерживается за счет резервов, накопленных в благоприятный (влажный) период. Если водоем, в котором обитают двоякодышащие рыбы, не пересыхает, рыбы в летнюю спячку не впадают, т. е. она имеет сугубо адаптивный характер.

Сезонная спячка отличается от обычного ежедневного сна по многим признакам. Прежде всего, сезонная спячка — это глубокое оцепенение. Все мышцы животного находятся в расслабленном состоянии. У них отсутствует мышечный тонус. Нервная система пребывает в заторможенном состоянии. Животные не реагируют на внешние раздражители. Разбудить, скажем, барсука или сурка в состоянии зимней спячки невозможно. Все вегетативные функции животного в сонном оцепенении заторможены значительно сильнее, чем во время обычного регулярного сна. Это еще раз доказывает, что сезонная спячка — это способ адаптации животных к крайне неблагоприятным условиям жизни, который позволяет в режиме экономного существования дождаться лучших времен с более благоприятной температурой среды, достатком воды и пищи.

У сурка обмен веществ снижается до такой степени, что его центральная нервная система утрачивает реактивность на внешние раздражители. Частота сердечных сокращений сурка падает с 90–130 сокращений в 1 минуту в активном состоянии до 3–15 во время зимнего оцепенения. Частота дыхания у животного в состоянии зимней спячки традиционными способами вообще не определяется.

У хомяка спячка протекает особым образом. Уже к концу сентября у этого зверька приготовлена зимняя нора, которая имеет довольно сложную конструкцию. Гнездовая камера, заполненная растительным материалом, обыкновенно располагается на большой глубине (до 2 м). Зиму хомяк проводит именно в этой части своего укрытия. Зверек спит в гнезде, свернувшись клубком, поджав передние и задние лапки под себя. В отличие от других животных, впадающих в зимнюю спячку, хомяк периодически просыпается. В районах с теплыми зимами он выходит на поверхность. Исследователи зафиксировали перемещения хомяков к другим норам даже по снегу на расстояния в 100–200 м при температуре до –20°C. Во время пробуждений хомяк питается запасами, которые делает в теплый период.

У бурого медведя обмен веществ на период зимней спячки снижается не так значительно, как у мелких млекопитающих. Частота сердечных сокращений и частота дыхания падают на 30–50% по сравнению с активным периодом. Поэтому медведь легче пробуждается, если потревожить его зимний сон в берлоге.

Выше было отмечено, что сезонная спячка (гибернация и эстивация) запускаются факторами внешней среды — температурным и кормовым. Однако лабораторные опыты показывают, что у животных имеются внутренние механизмы регуляции спячки нейро-гуморального свойства. Американские исследователи на золотистом суслике и североамериканском лесном сурке показали, что в условиях лабораторной изоляции при постоянной температуре, доступности корма и освещении на протяжении ряда лет у животных сохраняется ритм зимней спячки и связанных с ней изменений живой массы. Более того, переливание сыворотки крови от спящего животного бодрствующему вызывало состояние спячки у последнего. Это говорит о наличии гуморальных факторов гибернации.

Переселение североамериканского лесного сурка в Австралию в первое время не отразилось на цикличности гибернации, но впоследствии доказало наличие внутренних биологических часов, регулирующих сроки наступления зимней спячки. В первый год жизни на новом континенте животные впадали в зимнюю спячку тогда, когда в Австралии начиналась весна. Однако через два года сурки перестроили свою цикличность. Сезонная спячка у животных начиналась осенью по местному, а не по североамериканскому календарю. Обращает на себя внимание и тот факт, что гибернация сурков

развивалась в отсутствие понижения температуры и при постоянной доступности кормовых ресурсов. Это значит, что у животных имеются врожденные механизмы гибернации на основе нервной циклической активности, запускающей гуморальные регуляторы спячки. В частях света со сменой времен года температурный фактор и фактор доступности пищи выступают своеобразными триггерами ритмической активности нейро-гуморального контроля гибернации и эстивации.

Таким образом, зимняя и летняя спячка есть состояние временного торможения физиологических процессов с целью безопасно и более или менее комфортно пережить неблагоприятный период.

Если рассматривать сон с точки зрения эволюции животного мира, то мы будем вынуждены признать, что сон представляет собой физиологическое состояние организма, которое не является прерогативой высших животных. В состояние сна впадают животные большинства систематических групп, располагающих ганглионарной и более сложно организованной нервной системой. Скажем, нет оснований для отрицания сна у членистоногих.

Имеет право на существование и более радикальное суждение: появление сна в животном мире связано с возникновением нервной системы. Поэтому допустимо и предположение о том, что впервые сон появился у кишечнополостных в связи с возникновением у них простейшей нервной системы диффузного типа. И конечно же, не вызывает возражений суждение о том, что физиологическое значение сна возрастает по мере усложнения психики животного. Объективные методы исследований физиологии нервной системы свидетельствуют, что быстрый сон впервые появляется у птиц. Однако его временная доля в структуре общего сна не превышает 1%. У млекопитающих животных со сложной психикой быстрый сон достигает по продолжительности 1/3 времени сна в целом.

6.2. ФИЗИОЛОГИЯ СНА

Биологическая роль сна до сих пор не находит однозначной оценки у специалистов в области поведения животных. В возникающих по этому поводу спорах решающими аргументами выступают результаты физиологических исследований животных в состоянии сна. Этологи и физиологи считают, что биологическое значение сна можно определить тремя подходами к проблеме:

- сон — это способ снять утомление, которое развивается в организме (прежде всего в мышцах) в результате активных действий;
- сон — это способ преодолеть утомление, развивающееся в нервной системе в результате активных действий животного;
- сон — это этологический прием, позволяющий животным в неблагоприятной обстановке избежать опасных для здоровья и жизни контактов, оставаться незамеченными для хищников.

Эти три посылки, по крайней мере частично, удовлетворяют специалистов любых направлений, изучающих биологию животного организма. Сон как необходимое для нормального функционирования состояние организма безоговорочно принимается этологами, физиологами, биохимиками. Эксперименты с лишением сна животных показали абсолютную облигатность этого физиологического состояния. Депривация сна на протяжении продолжительного времени приводила к развитию глубоких расстройств функций центральной нервной системы.

Признано, что в процессе сна в структурах нервной системы происходят, с одной стороны, восстановление электрического состояния и ресинтез истраченных химических веществ (энергетический материал, электролитный состав, нейромедиаторы и их предшественники и др.); с другой стороны — катаболизм и удаление продуктов обмена, которые аккумулируются

в нервной ткани во время активных действий животного.

Кроме того, складывается впечатление, что во время сна происходит своеобразная «архивация» следов нервного возбуждения. Центральная нервная система как бы замыкается в себе и определенным образом систематизирует, анализирует и архивирует накопленное за день возбуждение. Некоторые структуры головного мозга (кора больших полушарий, лимбическая система) не только отстраняются от восприятия афферентного потока (при глубоком сне животные не реагируют даже на сильные стимулы из внешней среды), но и функционально изолируются от структур, находящихся в их подчинении (продолговатого и спинного мозга).

Инструментальные исследования доказали, что *в период сна мозг находится в особом активном состоянии.* Электрофизиологические исследования свидетельствуют о том, что во сне метаболическая активность переднего мозга заметно возрастает. Причем одновременно с повышением электрической активности и потребления кислорода передним мозгом фиксируют своеобразное разъединение этой части центральной нервной системы с нижележащими структурами.

Что такое сон с точки зрения физиологии? Ответить на этот вопрос кратко и полно ученые пока не готовы, поскольку сон — это явление, относящееся к наименее изученному разделу физиологии — физиологии высшей нервной деятельности. И все же за последнее время в изучении физиологии сна достигнут заметный прогресс.

С чего начинается сон? Сон возникает не сразу даже у животных с полифазным характером сна. Возбужденное животное, тем более животное стрессированное, заснуть не сможет (например, кошка, увидев вблизи собаку). Сну предшествует некая подготовка. Животные убеждаются в безопасности окружения, подыскивают для сна подходящее место, принимают видотипичную для сна позу. Куры при наступлении сумерек начинают устраиваться на насест. При этом между отдельными членами группы происходят постоянные стычки, цель которых — отстоять иерархическое положение (или изменить его в сторону повышения) и занять наиболее удобные места в курятнике. Коровы (при возможности выбора) для сна подбирают наиболее сухие места. Свиньи также занимают сухие и теплые (в жару прохладные) места. Свиньи спят только в положении лежа. У лошадей глубокий сон наступает также только в положении лежа. Птицы особым образом организуют положение головы, максимально приближая ее к центру тяжести всего тела. Куры, индейки, утки, воробьиные птицы засовывают голову под крыло, гуси кладут голову на спину.

Все это возможно только в отсутствие сильных внешних раздражителей при расслабленных скелетных мышцах. Другими словами, главным внешним признаком сна является обособленность животного от внешнего мира, а иногда и оцепенение. У человека на период сна отключается сознание.

Во время сна у всех животных и человека отмечают схожие физиологические изменения, что дает основание говорить о сне как об универсальном общебиологическом явлении. Тем не менее имеются и некоторые видовые этологические и физиологические особенности сна. Например, у животных во время сна артериальное давление снижается, а у человека, наоборот, повышается. Человек и свинья могут спать, только придав телу горизонтальное положение. Многие копытные животные (жвачные) способны погрузиться в сонное состояние и в положении стоя. Более того, гуси, утки и куры способны заснуть, стоя на одной ноге.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЯ СНА

Долгое время в науке господствовало представление о сне как о «разлитом торможении» в коре больших полушарий головного мозга. Считалось, что во время сна идут процессы восстановления систем

организма, а сома и мозг при этом снижают свою функциональную активность. Такая точка зрения на сон была экспериментально аргументирована И. П. Павловым и сотрудниками его лаборатории.

В более позднее время применение метода электроэнцефалографии (ЭЭГ) показало, что теория торможения не носит универсального характера. Торможение нервных процессов имеет место лишь в определенные периоды сна.

ЭЭГ как человека, так и животных представлена электрическими потоками с разной амплитудно-частотной характеристикой, которые принято обозначать буквами греческого алфавита — α, β, γ и т. д. Многие ритмы имеют свою собственную преимущественную локализации. Так, альфа-волны преобладают в затылочных и теменных отведениях. Бета-ритм характерен для электрической активности фронтальной зоны коры и прецентральной борозды. Гамма-волны регистрируются во фронтальных, прецентральных, височных и теменных отведениях. Однако есть волны, например дельта-волны, которые не имеют определенной локализации.

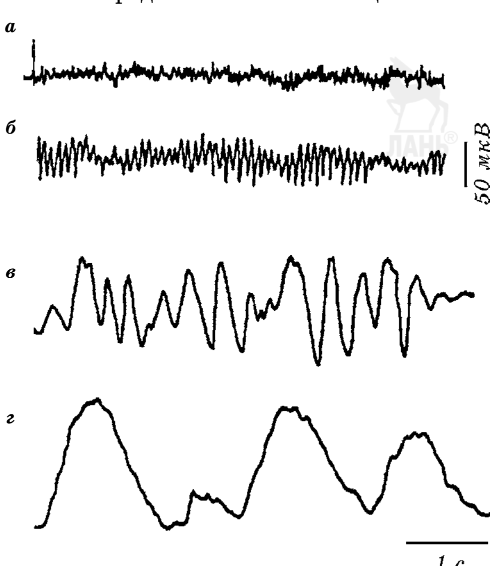


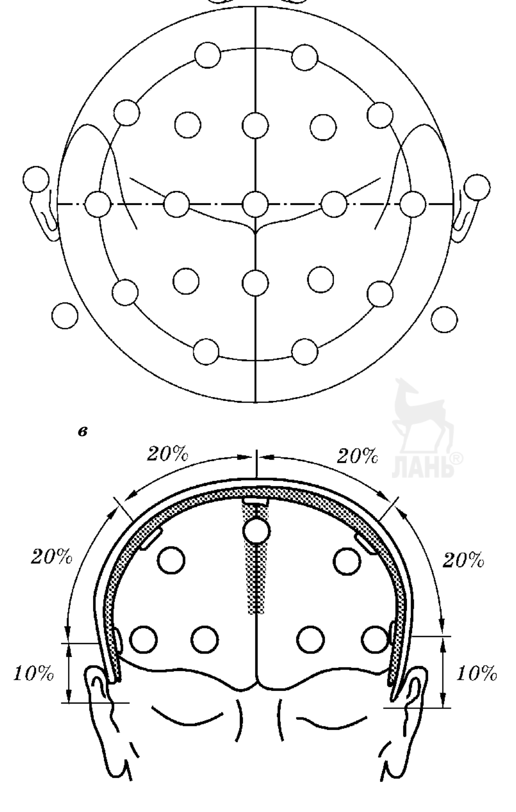
Рис. 73
Основные ритмы электроэнцефалограммы:
а — бета-волна; *б* — альфа-волна; *в* — тета-волна, *г* — дельта-волна.

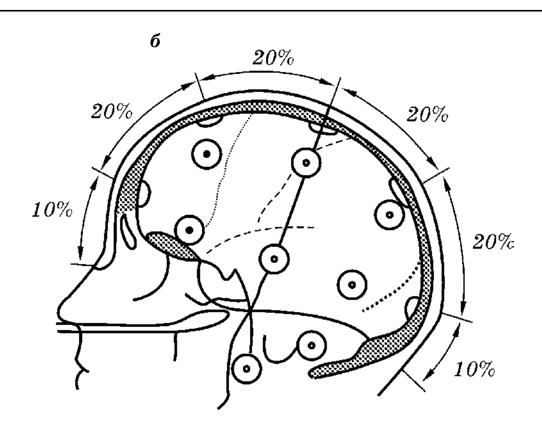
При визуальном анализе графической записи электроэнцефалограммы наиболее выраженные различия можно увидеть между альфа-, бета-, тета- и дельта-волнами (рис. 73).

Однако эти ритмы в чистом виде не встречаются. Как правило, при записи ЭЭГ получают комбинацию приведенных на рисунке волн с другими ритмами, исходящими как от мозга, так и от других органов (сердца, мышц, пульсовой волны и др.). Более того, электрические явления, одновременно полученные от двух соседних участков мозга, могут существенно различаться. Поэтому в научных отчетах всегда указывают координаты наложения отводящих электродов при записи ЭЭГ. Для того чтобы результаты исследований электрических явлений мозга, выполненные разными учеными на разных пациентах, можно было бы сравнивать, мировое научное сообщество приняло единую стандартную систему наложения электродов, получившую название «система 10–20». Эта схема отведения биотоков мозга разработана медиками и применяется на человеке. В соответствии с этой системой электроды на голову накладываются в строго определенных точках с шагом в 10° или 20° (см. рис. 74).

Для исследований ЭЭГ животных унифицированных схем не существует из-за чрезвычайно больших анатомических различий черепа животных разных видов и даже пород в пределах одного вида. Поэтому анализ электрофизиологических исследований мозга, выполненных на животных, представляет большую проблему.

В начале 1950-х гг. Э. Азеринский и Н. Клейтмен, записывая биопотенциалы коры больших полушарий спящих людей, зафиксировали парадоксальные явления — десинхронизацию потенциалов, т. е. не торможение, а нарастание возбуждения в коре. Активизация функции головного мозга сопровождалась особыми клиническими признаками. В частности, при глубоком сне (человек не реагирует на внешние





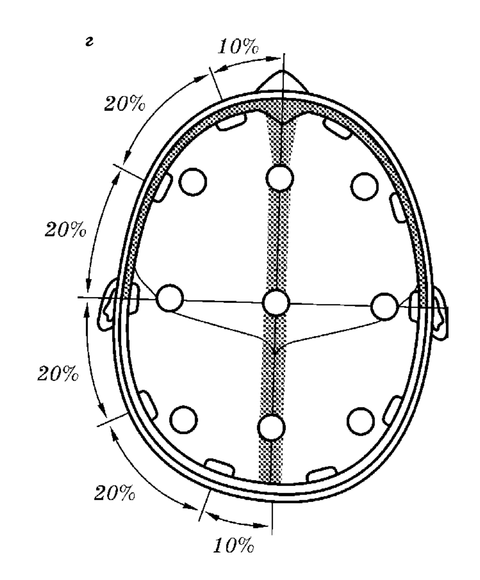


Рис. 74
Топография отводящих электродов в «системе 10–20»:

а — вид на схематичное изображение головы сверху; *б* — вид сбоку справа; *в* — вид спереди; *г* — вид сверху (по Jasper, 1958).

раздражители и его удается разбудить, только применяя раздражители большой силы) у людей наблюдали быстрые движения глазных яблок и легкие подергивания конечностей.

Зафиксировали похожие явления и у животных. Так, у собаки при глубоком сне на фоне нулевой реактивности нервной системы наблюдали те же движения глазных яблок и подергивания мышц конечностей. Дополнительно у собак фиксировали подергивания хвоста, ушных раковин и вибрисс. Глубокий сон у собак зачастую сопровождается специфической вокализацией — писклявым тявканьем и оскалом на морде.

Как у человека, так и у животных во время сна отмечали изменения в состоянии вегетативных функций: изменение частоты дыхания и сокращения сердца, повышение температуры тела, изменения артериального давления, у представителей мужского пола — эрекцию полового члена. У человека дополнительно наблюдали эмоциональную активность — появление улыбки или грусти на лице, а также несвязную речь.

На основании полученных при помощи инструментальных методов и клинических наблюдений данных исследователи были вынуждены заключить, что при глубоком сне как у человека, так и у жи-

вотных не происходит торможения нервной деятельности. Наоборот, отмечается специфическая активизация функций мозга, скелетной мускулатуры и вегетативных органов.

Результаты экспериментов дали основания для того, чтобы говорить о сне как о неоднородном физиологическом состоянии животного организма. Та фаза сна, которая сопровождается повышением нервной активности, получила название «парадоксального» или «быстрого» сна. Иногда эту фазу сна называют еще «фазой движения глаз».

В настоящее время общепринято подразделять сон человека и животных на два вида: *медленный сон* и *быстрый (парадоксальный) сон.*

Широкое внедрение метода ЭЭГ в физиологические исследования позволило углубить наши представления о сне как об универсальном биологическом явлении. Биотоки головного мозга впервые были зафиксированы в конце XIX в. Однако более полувека биотоки мозга не удавалось подвергнуть серьезному анализу. Сила и напряжение этих потенциалов крайне малы и измеряются в долях миллиампера или милливольта, а технические возможности того времени были ограниченными и недоступными для нейрофизиологов.

На раннем этапе физиологи исследовали биопотенциалы коры больших полушарий, т. е. электрокортикограмму (ЭкоГ). Такой подход был продиктован повышенным интересом общества к высшей форме деятельности мозга — мышлению, которое ассоциировалось с корой больших полушарий. Подкорковые и более глубокие структуры головного мозга, хоть и контролируют важнейшие физиологические функции, но сами подконтрольны коре больших полушарий.

Применение более совершенного метода отведенных потенциалов глубокого погружения дало возможность ученым записать биотоки подкорковых структур, а также структур промежуточного и среднего мозга. Методом электростимуляции структур мозга удалось точно определить роль основных отделов головного мозга и их ядер в процессах регуляции психических,

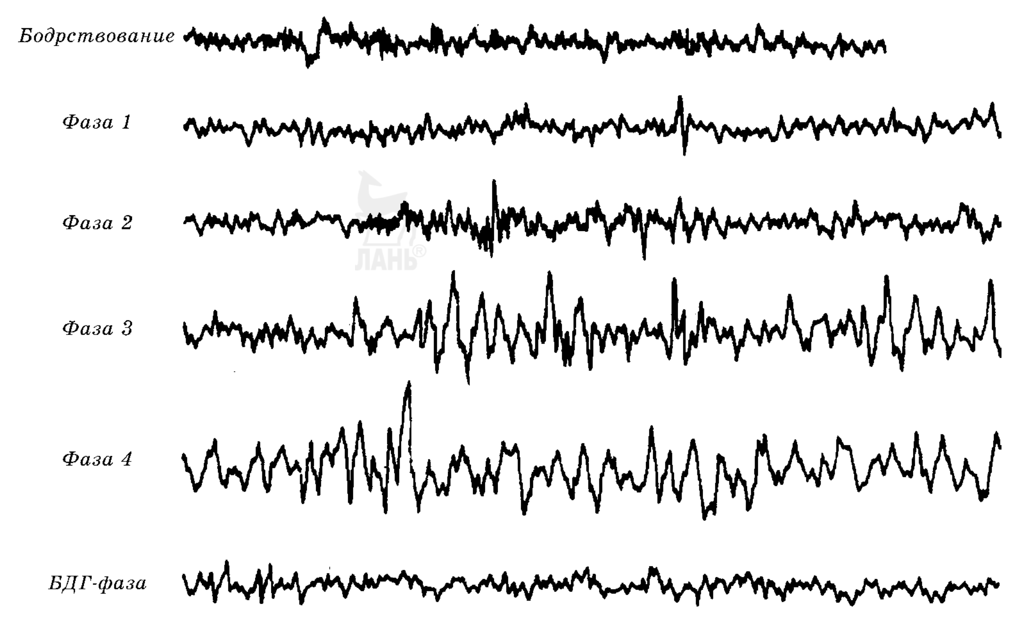


Рис. 75

Типичная электроэнцефалограмма, записанная на фоне постадийных изменений сна

соматических и вегетативных функций животного организма.

Оказалось, что многие подкорковые структуры и стволовые ядра головного мозга обладают выраженной автономностью и, в свою очередь, оказывают специфическое влияние на активность коры больших полушарий.

Метод ЭЭГ выявил в сумме электрических потенциалов головного мозга несколько видов ритмической электрической активности, которые различаются амплитудными и частотными характеристиками (см. рис. 75).

Электроэнцефалограмма убедительно свидетельствует о том, что при переходе животных от состояния бодрствования ко сну в их организме происходят глубокие нейрофизиологические изменения. Для удобства толкования изменений биоэлектрической активности головного мозга было предложено несколько методических подходов (классификаций). Чаще всего апеллируют к системе классификации биотоков, предложенной У. Дементом и Н. Клейменом. Данный методический подход предлагает разбить сон на пять стадий и акцентировать внимание на следующих постадийных изменениях ЭЭГ.

Первая стадия (начало медленного сна): среднечастотная низкоамплитудная электрическая активность (тета-ритм).

Вторая стадия сна: на ЭЭГ появляются высокочастотные (12–14 Гц) изменения в форме «веретен» и билатеральные волны.

Третья стадия сна: «сонные веретена» сочетаются с высокоамплитудными дельта-волнами.

Четвертая стадия сна: ЭЭГ представлена дельта-волнами без «веретен».

Пятая стадия (быстрый сон, БДГ-фаза): низкоамплитудные быстрые волны (комбинация бета- и тета-ритмов).

По мере развития сна (от фазы 1 к фазе 4) возрастает его глубина, т. е. нарастает уровень изолированности организма от среды обитания. Если в фазе 1 животное реагирует на сильные и некоторые раздражители средней силы, то в фазе 4 животное трудно разбудить даже применяя раздражители большой силы. Слабые и средние раздражители спящим животным не воспринимаются вообще. Парадоксальный сон может возникнуть в любой момент сна, начиная с фазы 2. Поэтому электроэнцефалограмма во время сна представляет собой комбинацию нескольких волн разной амплитуды и частоты. Клиническое обследование животного в этот момент выявляет снижение частоты сердечных сокращений и частоты дыхания, понижение артериального давления и мышечного тонуса.

Реальная ЭЭГ выглядит как комбинация волн разной частоты и амплитуды. При анализе ЭЭГ, записанной во время сна и во время бодрствования, обращают внимание на то, что электрическая активность этих двух разных состояний имеет много общих черт. В целом быстрый (парадоксальный) сон выделяется эпизодически возникающими тета-волнами с большой амплитудой колебаний. Как во время сна, так и в состоянии бодрствования, на ЭЭГ обнаруживаются К-комплексы — сочетание медленной волны и острой волны.

К-комплексы, как правило, сменяются короткой волной с частотой около 14 Гц. Лямбда-волна — положительная монофазная острая волна — возникает на ЭЭГ при движении глазного яблока. Поэтому лямбда-ритм является общим свойством как бодрствующего мозга, так и спящего.

В состоянии бодрствования ЭЭГ имеет свои особенности, которые коррелируют с определенным типом поведенческих актов. При возбуждении животного на ЭЭГ появляются быстрые низкоамплитудные волны. Их появление совпадает и с активизацией симпатоадреналового комплекса. При спокойном бодрствовании вслед за пробуждением характер ЭЭГ изменяется: развивается классический среднечастотный (8–12 Гц) альфа-ритм с амплитудой в 50 мкВ. Интересно, что у слепорожденных людей альфа-ритм отсутствует. Для состоя-

ния бодрствования характерен и бета-ритм — волна с частотой в 13 Гц и амплитудой около 25 мкВ.

Среди специалистов в области нейрофизиологии получила признание и другая система классификации биотоков мозга, предложенная Л. Джонсоном. Этот методический прием ограничивается выделением трех электрических состояний головного мозга, которые соответствуют трем уровням активности животного организма: бодрствованию, медленному сну и быстрому (парадоксальному) сну. Такой подход к анализу ЭЭГ отражает лишь крайние состояния электрической активности мозга.

М. Жувье так описывает клинические особенности животного на фоне указанных электрических состояний на примере домашней кошки. Все три фазы активности у кошки можно наблюдать на протяжении короткого времени, так как у кошки типичный полифазный сон (и, следовательно, цикличный характер бодрствования), не привязанный к смене дня и ночи. Бодрствование включает активные действия

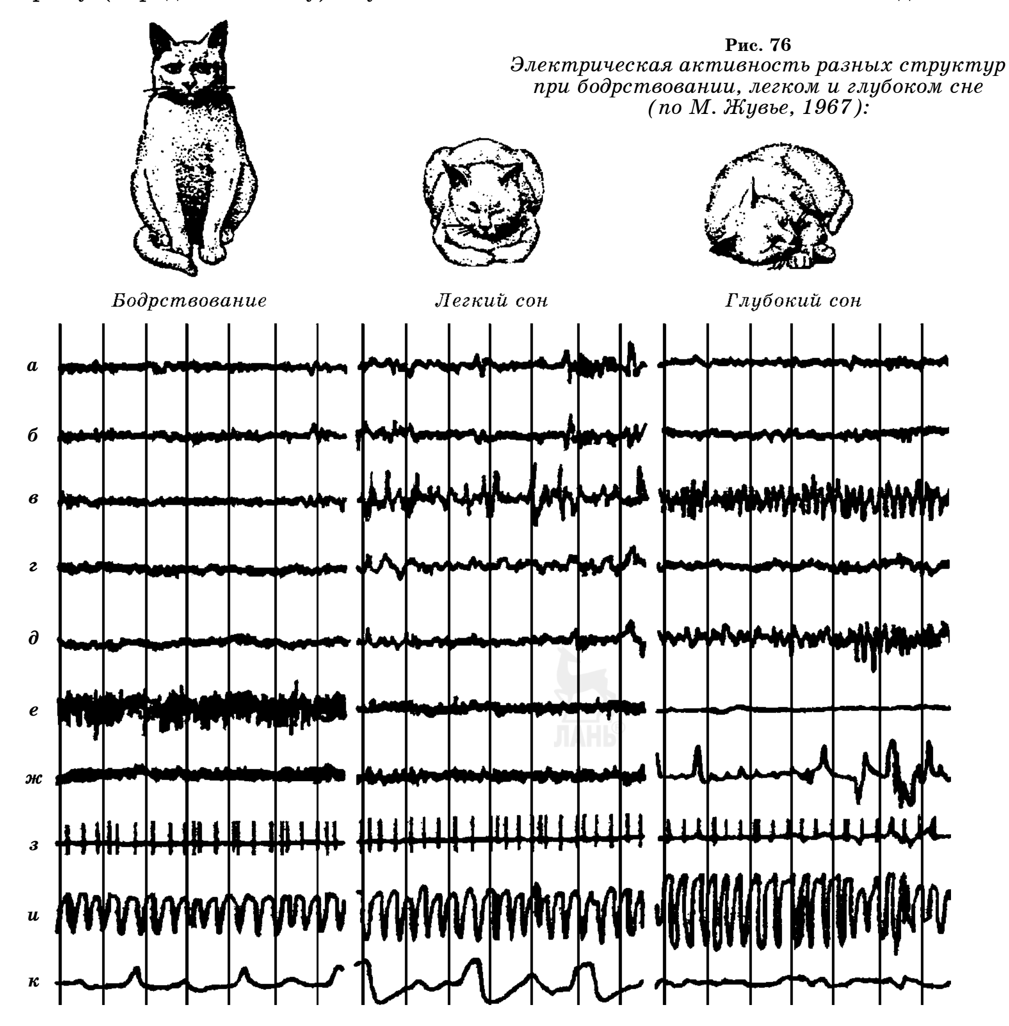


Рис. 76
Электрическая активность разных структур при бодрствовании, легком и глубоком сне (по М. Жувье, 1967):

а — сенсорная кора; *б* — эктосильвиева кора; *в* — вентральный гиппокамп; *г* — ретикулярная формация среднего мозга; *д* — мост; *е* — мышцы шеи; *ж* — движения глаз; *з* — сердце; *и* — плетизмограмма; *к* — пневмограмма.

(добывание пищи, социальную активность и др.) и отдых. У взрослых кошек отдых быстро переходит в дремоту и легкий (медленный) сон. На фоне последнего в спокойной обстановке развивается и парадоксальный сон.

В среднем у кошки легкий сон занимает в отдельной фазе сна 20–30 минут, парадоксальный сон — 3–8 минут.

Критерием наступления легкого сна и его отличия от парадоксального служат определенные внешние проявления активности животного (или ее отсутствия). Во время легкого сна кошка реагирует на сильные и биологически значимые средние по силе звуковые раздражители поворотом ушей в сторону источника звука. В парадоксальном сне кошка выключает центральные механизмы слухового анализатора и не реагирует на звуки даже большой силы (не поворачивает уши в сторону источника звука). У кошки в глубоком сне можно наблюдать быстрые движения глазных яблок, подергивание вибрисс, а также пальцев передних конечностей, ушей и хвоста. Движения глаз кошки цикличны. Они повторяются с частотой 60–70 движений в минуту. Количество движений глаз в одном цикле непостоянно и колеблется от 5 до 50. Очевидно, что парадоксальный (быстрый) сон неоднороден не только по клинической картине, но и по характеру активности нервных процессов, лежащих в его основе. Картина биотоков, которые возникают в разных структурах организма животного, типична для той или иной фазы сна (см. рис. 76).

Последнее обстоятельство послужило Т. Н. Ониани (1980) основанием для детализации стадий глубокого сна и выделения в нем двух различных состояний: эмоциональной и неэмоциональной стадий. Экспериментальное оправдание такого деления заключается в следующем. Выше говорилось о том, что при глубоком сне в биотоках мозга развиваются парадоксальные явления. Методом опроса пациентов сразу после принудительного пробуждения было установлено различное эмоциональное напряжение людей во время глубокого сна. Поэтому было предложено ту часть глубокого сна, которая протекает на фоне тета-ритма в ЭЭГ, называть *эмоциональной фазой* глубокого сна. Сон на фоне десинхронизации ЭЭГ (периодически возникающие высокоамплитудные тета-волны) получил название *неэмоциональной фазы* сна. Неоднородность электрической активности мозга во время сна напоминает неоднородность фазы бодрствования с ее двумя вариациями — напряжением и расслаблением.

При монофазном сне 72% времени приходится на первую половину ночи (по крайней мере, у человека). А весь сон складывается из 4–5 циклов-чередований легкого (медленного) и глубокого (быстрого) сна. При этом продолжительность одного цикла оценивается в среднем в 60–90 минут при соотношении медленный–быстрый сон 5:1.

У животных с полифазным сном и количество циклов, и их продолжительность иные. Причем существенное влияние на структуру сна оказывает этологический фактор. В зависимости от того, какую пищевую нишу занимает животное и консументом какого порядка оно является, количество циклов отдыха может различаться в несколько раз. Так, у домашней кошки (типичного хищника) в течение 5-часового периода исследователи насчитывают около 10 циклов, у крысы — 22, а у мышей еще больше.

ПАРАДОКСАЛЬНЫЙ СОН

Парадоксальный сон является поздним приобретением эволюции. В пределах одного класса (как таксономической единицы) продолжительность парадоксального сна связывают с уровнем развития психики животного. Чем сложнее поведение и богаче психика животного, тем большее физиологическое значение имеет для него парадоксальный сон.

Современный уровень знаний о сне позволяет утверждать, что парадоксальный

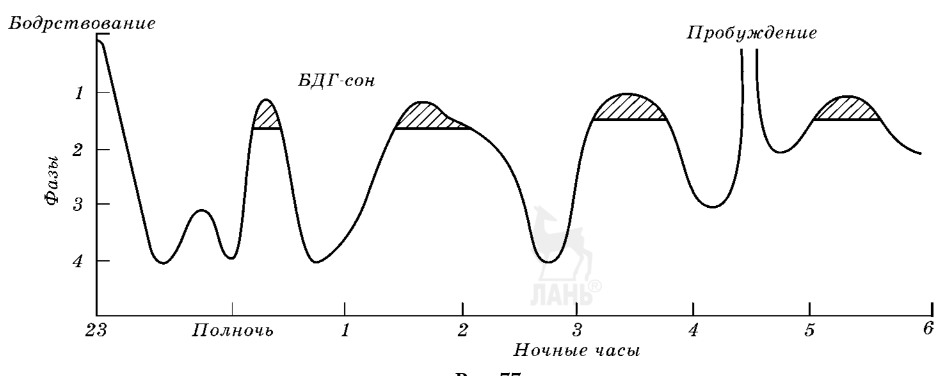


Рис. 77
Изменение глубины сна и продолжительности циклов быстрого сна у человека в течение ночи

сон возник в царстве животных после того, как произошла цефализация нервной системы. Другими словами, парадоксальный сон мог появиться в классе рыб. Однако метод регистрации биотоков мозга у рыб не подтверждает эту идею. У рыб многие функции организма, включая психические, ассоциируются с работой спинного мозга. Не исключено, что применение электроэнцефалографического оборудования на рыбах некорректно по своей сути. Но специальной техники для регистрации биотоков спинного мозга рыб просто не существует. Тем не менее клинические наблюдения за рыбами, ведущими одиночный образ жизни (цихлиды, макрогнатусы, скаты, акулы), свидетельствуют о наличии у них в неактивном состоянии признаков быстрого сна (внезапное изменение частоты движений жаберных крышек, тремор плавников, клонические сокращения отдельных метамеров скелетной мускулатуры). Принимая во внимание то, что среди рыб имеются виды с очень сложной психической деятельностью, можно предположить, что у них существует потребность в быстром сне (или состоянии, аналогичном ему).

Экспериментальные доказательства парадоксального сна относятся к животным, имеющим развитую кору больших полушарий. У птиц сон занимает примерно третью–четвертую часть суток. В этом объеме на долю быстрого сна приходится не более 1% времени.

Наиболее детально сон изучен у представителей класса млекопитающих. Исследования, выполненные на человеке и животных, свидетельствуют, что в процессе онтогенеза соотношение медленный сон–быстрый сон меняется. Абсолютное время, затрачиваемое на парадоксальный сон, максимально у новорожденных — около 50% времени всего сна. У недоношенных детей его доля еще больше и составляет 75%[44]. К концу жизни время, затрачиваемое на парадоксальный сон, сокращается в 4–5 раз и не превышает 10–20% суммарного времени суточного сна. Имеется в виду, что вместе с характерными изменениями электрической активности мозга с возрастом сокращается и время локомоторных и вегетативных проявлений парадоксального сна.

В течение ночи продолжительность отдельных циклов парадоксального сна изменяется в сторону увеличения. Под утро продолжительность отдельных сновидений наибольшая (рис. 77).

В начале сна (около полуночи), как правило, развивается глубокий сон (фаза 4), на который накладывается парадоксальный сон небольшой продолжительности. По мере приближения к утренним часам глубина сна уменьшается. После 4 часов начинает превалировать сон фазы 2 и 3

[44] *Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.* Мозг, разум и поведение. М., 1988.

с элементами затяжного парадоксального сна. Как нормальное явление под утро возможно преждевременное пробуждение с последующим повторным засыпанием.

Интересно и то, что в преклонном возрасте фазовые свойства сна животных и человека закономерно меняются. У человека монофазный сон превращается в полифазный. Старики просыпаются среди ночи по несколько раз, однако днем периодически впадают в сонливое состояние. Общее время сна при этом сокращается.

У животных по мере старения сокращается количество циклов сна и бодрствования на протяжении суток, и их сон начинает походить на монофазный сон человека. При этом продолжительность одной фазы существенно увеличивается. Скажем, старая собака может проспать всю ночь не просыпаясь. Светлое время суток при отсутствии раздражителей большой силы она также может проспать, просыпаясь лишь для отправления своих физиологических нужд.

ДЕПРИВАЦИЯ СНА

Предельно допустимым сроком депривации сна у человека считается период в 11 суток. Медики считают более продолжительное лишение сна недопустимым, поскольку в организме человека развиваются в этом случае необратимые патологические процессы. Относительно безопасный срок депривации сна у человека определен в 5 суток.

Для выяснения физиологической роли медленного и быстрого сна проводились опыты, в которых людей и животных преднамеренно будили при развитии определенной фазы сна. Например, пациентов на протяжении нескольких суток лишали медленного или быстрого сна. Результаты подобных экспериментов трактуются учеными неодинаково. Специалисты едины в одном: депривация как медленного, так и быстрого сна имеет серьезные последствия для здоровья испытуемых. У людей и животных, лишавшихся быстрого сна, возникали расстройства психики. Сложилось мнение, что медленный сон необходим для восстановления функций опорно-двигательного аппарата и вегетативных функций, а быстрый сон — для восстановления функций головного мозга. Однако это очень категоричное суждение.

Одна из причин глубокого влияния медленного сна на физиологию животного организма заключается в том, что при его отсутствии развиваются нарушения гормональной регуляции функций. Установлено, что только во время медленного сна происходит секреция соматотропного гормона гипоталамо-гипофизарной системой. Следовательно, депривация сна неизбежно приводит к нарушениям белкового синтеза и ростовых процессов. Доказана и зависимость трофической функции нейроглии в ЦНС от медленного сна.

С другой стороны, только в период быстрого сна фиксируют повышение скорости репликации ДНК в нейронах с последующим синтезом белка и репарацией органелл нервных клеток. Дж. Моруцци утверждает, что во время сна в нервных клетках протекают восстановительные процессы двух типов — быстрые и медленные. Быстрые восстановительные процессы затрагивают механизм передачи нервного импульса с одной нервной клетки на другую. Эти метаболические процессы (например, ресинтез медиаторов) протекают быстро и не требуют специальных изменений биоэлектрической активности клетки. Данный тип восстановительных процессов имеет место как во время медленного сна, так в период бодрствования. Во втором случае он менее эффективен, но, тем не менее, возможен. Дж. Моруцци высказывает предположение, что для быстрых восстановительных процессов сон желателен, но необязателен. Поэтому животные могут долго обходиться без глубокого сна.

Но другие известные авторитеты в области физиологии сна, например американский исследователь У. Демент, с таким утверждением не согласны. К. В. Судаков

(2000) сообщает, что депривация быстрого сна на протяжении 5 суток имела очень серьезные последствия для психического здоровья испытуемых (людей). У них наблюдали расстройства памяти, галлюцинации и расстройства вегетативных функций. Состояние здоровья людей было настолько подорвано, что исследователи были вынуждены прекратить эксперимент. В первую восстановительную ночь парадоксальный сон наступал у испытуемых до 30 раз.

Лишение людей медленного сна не имело таких тяжелых последствий.

Не исключено, что парадоксальный сон у человека и у животных выполняет разные функции. Человеку он абсолютно необходим, в то время как животные, по крайней мере некоторое время, могут обходиться без него. Вероятно, зависимость животных от парадоксального сна возрастает по мере усложнения их психики в процессе филогенеза.

Медленные восстановительные процессы необходимы тогда, когда происходят пластические (морфологические) изменения в нейронах. Это может быть процесс образования шипиков на ветвях аксонов или формирование новых синаптических связей с соседними клетками.

6.3. ТЕОРИИ СНА

Сон являет собой очень сложное и до конца не изученное физиологическое состояние. Он имеет ряд составляющих — соматические и вегетативные реакции, электрофизиологические явления в мозге, специфические биохимические процессы (например, синтез регуляторов сна), которые усложняют понимание механизмов возникновения сонливого состояния, развития глубокого сна и механизмов пробуждения. Поэтому существует ряд концепций сна и бодрствования, каждая из которых имеет как сильные экспериментально обоснованные стороны, так и утверждения со слабой доказательной базой.

СОСУДИСТАЯ ТЕОРИЯ

А. Моссо был, вероятно, первым ученым, предложившим экспериментально подтвержденное физиологическое объяснение причин сна. Он экспериментально установил, что с наступлением сна происходит перераспределение циркулирующей крови. В частности, у спящего человека наблюдается значительный отток крови от головы к ногам. Для экспериментального подтверждения сосудистой теории сна А. Моссо сконструировал специальную кровать-весы. Человека укладывали на кровать и уравновешивали устройство. Когда у испытуемого развивался глубокий сон, та часть кровати, на которой располагались ноги человека, опускалась вследствие оттока крови от верхней части тела к ногам. На основании данного наблюдения исследователь сделал вывод о том, что сон есть результат ограничения кровоснабжения головного мозга.

Однако оппоненты А. Моссо не соглашались с такой трактовкой результатов его опытов. Они утверждали, что автор путает причину и следствие в своих экспериментах. Сосудистая реакция в опытах А. Моссо есть не причина, а следствие сна. Кровь оттекает от головы из-за того, что наступает сон.

ГУМОРАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ

Теория А. Моссо потерпела окончательное фиаско после того, как другие исследователи доказали наличие гуморальных агентов сна. Так, еще в павловские времена было известно, что переливание крови от собаки, которую долгое время лишали сна, бодрствующему животному приводит к тому, что последнее засыпает прямо в процессе эксперимента.

Р. Папенхаймер выделил из спинномозговой жидкости коз, лишавшихся в течение 2 суток сна, вещество, сегодня известное как фактор сна Папенхаймера. При введении бодрствующим животным этого вещества у последних, как минимум, развивалась сонливость.

М. Монье и Л. Гёзли выделили из мозга спящего кролика специфический полипептид, состоящий из 9 аминокислотных остатков (Тир-Ала-Гли-Гли-Асп-Ала-Сер-Гли-Глу), получивший название «дельта-фактора». При парентеральном введении бодрствующим животным этого вещества в их электроэнцефалограмме появлялись дельта-волны — медленные высокоамплитудные колебания электропотенциала.

Позже была установлена определяющая роль глутатиона в развитии стадии парадоксального сна.

В настоящее время причастность большого ряда химических веществ к развитию сонливого состояния и сна не вызывает сомнений. Достаточно вспомнить эффект таких средств общего наркоза, как алкоголь, опиум, серный эфир и др., чтобы согласиться с тем, что гуморальная теория имеет право на существование.

Существует масса экспериментальных доказательств участия различных химических веществ, входящих в состав внутренней среды животного организма, в процессе развития сна или его прерывания. Известно, что продолжительность парадоксального сна регулирует олигопептид глутатион, синтез которого происходит в стволовой части головного мозга, скорее всего в клетках покрышки. Структуры мозга, имеющие отношение к механизму сна, используют такие вещества, как глутатион, серотонин, гистидин в качестве нейромедиаторов передачи нервного импульса. Изучена роль мелатонина (продукта превращения серотонина в эпифизе) в чередовании сна и бодрствования.

Таким образом, можно считать доказанным наличие гуморальной составляющей регуляторного механизма сна. Однако в арсенале исследователей имеются очень веские аргументы, расшатывающие убедительность гуморальной теории сна.

В 1940-е гг. П. К. Анохин наблюдал за сросшимися девочками-близнецами, у которых было 2 головы, но единая система кровообращения. Оказалось, что ритмы сна и бодрствования у этих сиамских близнецов не совпадали. Когда одна голова спала, другая могла бодрствовать без каких-либо признаков сонливости.

Позже В. Н. Касаткин (1960-е гг.) подобное поведение описал у 6-летних сросшихся мальчиков-близнецов. У них отмечалось сращение черепов и наличие единой системы мозгового кровообращения. Автор сообщает, что синхронизация сна и активного состояния у близнецов имела место не всегда. Они могли спать в разное время независимо друг от друга. Когда один из близнецов глубоко спал, другой мог принимать пищу.

ТЕОРИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ

И. П. Павлов рассматривал сон как разлитое торможение, имея в виду, что сон провоцирует тормозные процессы, развивающиеся в коре больших полушарий. И. П. Павлов назвал это состояние головного мозга «сонным торможением». Его причиной может быть как условный раздражитель (понижение освещенности, временной фактор, и др.), так и внутреннее торможение. Сонное состояние развивается и при долго повторяющихся монотонных слабых раздражителях, равно как и в случае действия раздражителей сверхпороговой силы как результат охранительного торможения. Данные представления о природе сна применимы лишь к одному из видов сна — гипнотическому. Сон под влиянием гипноза действительно развивается вследствие тормозного влияния коры больших полушарий.

Слабым местом корковой теории сна является ее беспомощность в опытах с удалением коры больших полушарий. Собаки, лишенные коры, демонстрируют правильное чередование сна и бодрствования. Кроме того, свою ложку дегтя привносят и новорожденные, обладающие очень продолжительным и глубоким сном, однако имеющие неразвитую кору больших полушарий. Более того, тщательное изучение

электрической активности коры выявило, что во время сна в заторможенном состоянии находится не более половины нейронов коры больших полушарий. Другая же половина нейронов коры дает такой же электрический ответ, как и в процессе бодрствования всего организма.

В конце XIX столетия Л. Маутнер (1890) описал несколько случаев заболевания энцефалитом со смертельным исходом. При жизни пациенты страдали расстройством сна. Патологоанатомическое обследование погибших показало, что у больных были поражены глубинные структуры мозга. Ученый высказал предположение о том, что у животных и человека существуют «центры сна», вероятное расположение которых относится к переднему мозгу. При заболеваниях энцефалитом функции центров сна нарушаются.

Идею «центризма» в регуляции сна в начале XX в. развил австрийский врач-исследователь Эконолю. В частности, его внимание привлекло то, клиническая картина нарушения сна у больных энцефалитом может иметь прямо противоположные проявления. Отдельные больные страдают от гиперсомнии (избыточная сонливость), другие больные с тем же диагнозом мучаются инсомнией (хроническая бессонница).

Посмертное изучение мозга больных энцефалитом выявило пораженные участки в стволовой части мозга. Более детальное изучение патологических изменений ствола показало, что для больных с признаками инсомнии характерны патологические изменения передней части ствола (ядер гипоталамуса). Гиперсомния ассоциировалась с патологией каудальной части ствола.

В 1930-е гг. швейцарский физиолог В. Гесс, используя стереотаксическую методику, предъявил научной общественности экспериментальные доказательства наличия центров сна у животных. Введением микроэлектродов в различные области головного мозга и производя стимуляцию ядер, В. Гесс вызывал у кошек сон или пробуждение. После этих экспериментов стало окончательно ясно, что в гипоталамусе человека и животных имеется группа нервных клеток, отвечающих за наступление сна.

Более поздние исследования подтвердили право на существование идеи центризма в развитии сна. В то же время выяснилось, что проблема эта не так проста, как ее трактовал В. Гесс. Было установлено, что к регуляции сна имеют отношение разные структуры мозга, а не только гипоталамус.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ И СОН

Ретикулярная формация стволовой части головного мозга была описана гистологами еще в XIX столетии. Однако ее функция долгое время оставалась неизученной. В середине XX в. благодаря экспериментам американца Г. Мэгуна и итальянца Д. Моруцци (1949) стало ясно, что ретикулярная формация имеет отношение к механизму сна. Однако еще до них Ф. Бремер (1938), перерезая мозг кошки в разных участках, обнаружил причастность ретикулярной формации к формированию состояния бодрствования (рис. 78).

Хирургическое разъединение среднего мозга и коры вызывает коматозное

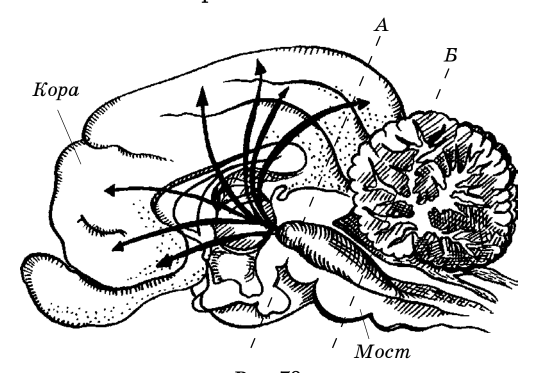


Рис. 78

Критические зоны мозга кошки, регулирующие сон и бодрствование:

Сечение *А* (выше среднего мозга) — кошка спит и не в состоянии пробудиться; сечение *Б* (ниже моста) — кошка постоянно бодрствует и не в состоянии заснуть.

состояние у кошки. Перерезание ствола ниже моста или ниже продолговатого мозга не снижает электрической активности коры больших полушарий.

Методом электростимуляции через внедренные в мозг микроэлектроды они доказали, что в ретикулярной формации расположены клетки, раздражение которых вызывает пробуждение кошки. Искусственное электрическое возбуждение этих образований в составе ретикулярной формации позволяет поддерживать у животных состояние бодрствования на протяжении длительного времени. Было сделано заключение о том, что ретикулярная формация ствола являет собой восходящую активирующую систему. Последовавшие за этим открытием эксперименты показали, что ретикулярная формация не является однородной структурой головного мозга. Она состоит из множества различных по размерам, форме и функциям нервных клеток, которые группируются в небольшие скопления (ядра). Количество ядер в составе формации превышает 40. Сложное строение этого нервного образования предопределяет неоднозначность его влияния на выше- и нижележащие отделы центральной нервной системы. На сегодня описаны как восходящие, так и нисходящие (ретикуло-спинальные) проводящие пути.

Электрическая стимуляция ретикулярной формации, по Д. Моруцци и Г. Мэгуну, по восходящим путям ведет к кортикальной активации, а по нисходящим — к повышению нервной активности спинного мозга и повышению тонуса скелетной мускулатуры.

В передней части ретикулярной формации обнаружены крупные клетки, получившие название гигантских нейронов, которые имеют длинные аксоны, уходящие к различным вышележащим структурам мозга, включая кору больших полушарий. Оказалось, что электрическая активация гигантских нейронов ретикулярной формации оказывает возбуждающее влияние на кору, но с неожиданным эффектом — развитием стадии быстрого сна. При экспериментальной стимуляции гигантских нейронов развивается парадоксальный сон, а не пробуждение, как можно было бы ожидать.

Интересно, что электрическая спонтанная импульсация гигантских нейронов приводит в активное состояние лишь некоторые клетки коры больших полушарий головного мозга, относящиеся к зрительной коре. Клинически эта активность проявляется в движении глазных яблок. У человека активизация нейронов зрительной коры сопровождается возникновением зрительных образов, которые с активизацией механизмов памяти приводят к возникновению сновидений.

Таким образом, ретикулярная формация ствола мозга оказывает активирующее влияние на кору больших полушарий. Тем не менее результатом этого взаимодействия может быть как пробуждение, так и развитие сна.

Функции ретикулярной формации теснейшим образом связаны с еще одной структурой головного мозга — таламусом.

ТАЛАМУС И СОН

Весь афферентный поток, поступающий от рецепторов тела в центральную нервную систему, предварительно фильтруется в таламусе. Первоначально считали, что таламус отвечает за переработку электрических сигналов, поступающих от сетчатки глаза, т. е. таламус рассматривался в качестве центральной структуры зрительного анализатора. Отсюда происходит его первоначальное название — «зрительный бугор». Сегодня известно, что функции таламуса значительно шире и не ограничиваются анализом зрительной афферентации. В животном организме нет такого рецептора, возбуждение которого проходило бы мимо таламуса.

Электрофизиологические исследования мозга показали, что таламус является мощным источником ритмических электриче-

ских сигналов. Интересно, что при экспериментальной стимуляции структур таламуса характер электрического ответа этой части промежуточного мозга бывает различным. На его энцефалограмме можно выявить медленные волны, которые синхронизированы с сонными веретенами коры больших полушарий. Установлено, что неспецифические ядра таламуса выполняют роль генерального пейсмекера смены состояния активности на торможение и сон в коре больших полушарий. В классических опытах В. Гесса, Г. Акимото, Н. Ямагучи и др., выполненных на кошках и собаках в 1930–1950-е гг., искусственная электрическая стимуляция неспецифических ядер таламуса через вживленные в мозг электроды приводила к развитию торможения в коре. В процессе опыта животные засыпали на глазах у экспериментаторов.

В электрической активности таламуса, однако, выделяются особые сигналы, дающие прямо противоположный эффект — активацию части нейронов коры. Эти сигналы, в отличие от активирующих спайков, упакованных в «пачки», имеют характер одиночных возмущений. Результатом их воздействия на кору является десинхронизация ЭЭГ в процессе сна, т. е. явление, обычно наблюдаемое у бодрствующего животного.

Таким образом, в таламусе выделяются две подсистемы функциональных взаимоотношений с корой больших полушарий: тормозная и активирующая. В отличие от активирующего влияния со стороны ретикулярной формации, которое обеспечивает активацию коры с последующим пробуждением животного, активирующее влияние таламуса носит локальный характер и пробуждения не вызывает. Электрическая активирующая импульсация таламуса через возбуждение участков коры, имеющих названия «зрительная кора», «слуховая кора», «обонятельная кора», приводит к формированию у спящих животных зрительных, слуховых и обонятельных образов, т. е. сновидений.

СРЕДНИЙ, ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ И СОН

Эксперименты на животных и наблюдения за человеком показали, что в механизме развития сна участвуют структуры среднего и продолговатого мозга.

Введение барбитурата в позвоночную артерию, которая поставляет артериальную кровь в заднюю часть моста и продолговатый мозг, приводит к десинхронизации ЭЭГ у спящих животных. Результаты данного опыта указывают на то, что в мосте и продолговатом мозге имеется тормозная система. Барбитураты блокируют возбуждающие нейроны ретикулярной формации на уровне среднего и продолговатого мозга.

Исследования французского физиолога М. Жувье (1967) показали, что ядра шва средней части продолговатого мозга причастны к развитию медленного сна. Разрушение данных структур приводило к тому, что у животных не наступал медленный сон.

КОРКОВО-ПОДКОРКОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВО ВРЕМЯ СНА

При усилении возбуждения органов чувств ретикулярная формация повышает возбудимость коры больших полушарий. При этом из лобных зон коры к заднему гипоталамусу устремляется поток, который вызывает торможение центров сна в этой части промежуточного мозга и повышает активность ядер ретикулярной формации среднего мозга. В результате активность коры возрастает еще в большей мере, и животное пробуждается окончательно.

Снижение общего афферентного потока, поступающего в таламус и в ретикулярную формацию, снижает восходящее активирующее влияние ретикулярной формации на кору больших полушарий. Параллельно угасает возбудимость лобной коры и ее тормозящее влияние на центры сна заднего гипоталамуса. Эти события сопровождаются развитием дремоты и медленного сна.

В свою очередь, расторможенные центры сна гипоталамуса за счет своих многочисленных синаптических связей со структурами лимбической системы стимулируют электрическую активность последней. Активизация лимбической системы в отсутствие стимулирующего влияния со стороны ретикулярной формации приводит к тому, что отдельные нейроны коры приводятся в активное состояние. Таким образом развивается парадоксальная фаза сна со специфическими клиническими проявлениями (движение глазных яблок, подергивание вибрисс и хвоста) и сновидениями (по крайней мере, у человека).

Наличие корково-гипоталамо-ретикулярных взаимодействий делает понятными явления сна у животных с удаленной корой больших полушарий. Новорожденные находятся в состоянии сна большую часть суток по причине неразвитости коры и отсутствия тормозного влияния со стороны лобных зон коры по отношению к центрам сна заднего гипоталамуса. Пробуждение новорожденных связано с тем, что в силу анатомической близости центров голода и жажды в пределах гипоталамуса возбуждение последних иррадиируется на центры сна, т. е. деблокирующее влияние лобных долей коры у новорожденных замещается аналогичным влиянием центров голода и жажды, возбудимость которых очень высока. Поэтому пробуждение новорожденных инициируется исключительно необходимостью удовлетворения их витальных потребностей (пищевых, температурных, болевых). Афферентный поток с хемо-, баро-, термо- механо- и болевых рецепторов является причиной прерывания постоянного сна новорожденных.

Таким образом, можно заключить, что сон как состояние, при котором происходит временная потеря психических связей животного с внешним миром, протекает на фоне специфической активности мозга. Сон развивается в результате возбуждения одних и торможения других структур головного мозга.

6.4. СНОВИДЕНИЯ

Сновидения до настоящего времени не утратили своей загадочности и притягательной силы как для обывателя, так и для серьезных исследователей физиологии высшей нервной деятельности. Древние считали сновидения каналом общения человека с Богом. Поэтому содержанию сновидений в минувшие времена придавалось большое значение. Особенно привлекательным казалось предсказание судьбы по увиденному во сне. Суеверные отношения человека к сновидениям (не рассеянным до конца и по сей день) были подкреплены псевдонаучной философией Фрейда в начале XX столетия. Он брался за анализ и толкование снов, считая увиденное во сне бессознательным проявлением «скрытых движущих сил организма». В этой части философия Фрейда базировалась на мистических домыслах, суевериях и не подкреплялась объективными научными исследованиями.

К сожалению, методология изучения физиологической основы сновидений практически остается неизменной на протяжении долгих лет. Наиболее удобным объектом для изучения сновидений служит человек. Основным приемом при изучении сновидений остается анализ субъективных ощущений пациента и их сопоставление с объективными психомоторными и вегетативными реакциями. Факт наличия сновидений и их содержание, записанное со слов испытуемого, соизмеряется с объективными данными, зарегистрированными приборами во время сна, — ЭЭГ, ЭКГ, частотой дыхания, величиной кровяного давления, плетизмограммами, потреблением кислорода, изменением ректальной температуры и др.

Частота сновидений. Большинство людей сообщают о том, что регулярно видят сны. Часть опрашиваемых утверждают, что не видят снов. Одни люди могут в деталях описать свои сны, другие говорят

лишь о факте сновидений, но подробности увиденного во время сна не помнят.

Видят ли сны животные? Ответить на этот вопрос с полной уверенностью нельзя, поскольку животные не обладают второй сигнальной системой и не могут описать свои ощущения во время сна. С большой долей осторожности все же можно утверждать, что животные видят, слышат и ощущают сны. При этом более корректно было бы утверждать, что животные, вне всякого сомнения, переживают парадоксальную фазу сна, во время которой человек видит сны. Это подтверждено многочисленными инструментальными свидетельствами с регистрацией изменений психосоматических и вегетативных функций у животных во время сна. Фиксируемые изменения у животных аналогичны тем, что регистрируются у человека на фоне сновидений.

В 2004 г. ученые Чикагского университета записали ЭЭГ у певчих птиц в период их активного состояния, медленного и парадоксального сна. Ученые доказали, что характер биотоков мозга у птиц при пении повторяется во время парадоксального сна, т. е. во сне птицы поют.

M. Wilson et al. (2005) из Массачусетского технологического университета изучали поведение крыс в лабиринте при помощи метода ЭЭГ на разных участках головного мозга животных. Оказалось, что выполнение крысой разных действий в лабиринте (бег по прямой, поворот налево или направо, поворот назад, остановка перед препятствием, обнаружение лакомства и т. д.) сопровождается изменениями на ЭЭГ. Интересно то, что биотоки, возникавшие в гиппокампе крысы во время сна в фазе быстрых движений глаз, повторяли изменения электрической активности этой части мозга животного при работе в лабиринте. По изменениям ЭЭГ гиппокампа во время парадоксальной стадии сна исследователи судили о том, что снится крысе в данный конкретный момент сна — преграда на пути, поворот налево, обнаружение лакомства или что-то еще.

Косвенные данные (результаты наблюдений за поведением спящих животных) позволяют говорить и том, что животным свойственны яркие переживания на стадии парадоксального сна. Автор много раз был свидетелем довольно забавного поведения собак и кошек в процессе глубокого сна. Так, у миттельшнауцера с полифазным сном в дневное и ночное время в состоянии глубокого сна (отсутствие реакции на раздражители большой силы) регулярно наблюдались быстрые движения глазных яблок при не полностью закрытых глазах, подергивание вибрисс, пальцев передних конечностей и ушных раковин. Часто эта картина дополнялась изменением ритма дыхания. У собаки возникали редкие, но глубокие и резкие вдохи и выдохи. Периодически на выдохе собака издавала звуки, напоминающие тихий и прерывистый писклявый лай (тявканье). В отдельных случаях нервное возбуждение животного во время сна достигала такого уровня, что собака издавала обычный лай, вскакивала на ноги и, пребывая в своих грезах, бросалась вперед. Глаза у нее во время броска были открытыми, зрачки расширенными до предела. Тем не менее зрительного восприятия окружения собака была лишена. Заканчивалось это падением с дивана. Только после удара об пол собака просыпалась и начинала визуально оценивать обстановку. Некоторое время после пробуждения животное оставалось в состоянии недоумения по поводу случившегося. Очевидно, собаке снилось участие в каких-то социально значимых событиях, сопровождавшихся погоней или броском. Ее реальные локомоции выглядели неадекватными поведенческими актами в конкретной обстановке.

Похожее поведение автор наблюдал и у своего кота на стадии быстрого сна. Глубокий сон кота обыкновенно сопровождался быстрыми движениями полузакрытых глаз, резким подергиванием вибрисс, пальцев

передних лап и хлесткими ударами хвоста. В какой-то момент сна у кота развивалось прерывистое глубокое дыхание с вокализацией в форме негромкого порыкивания. Иногда кот с внезапным пронзительным воплем вскакивал на ноги, шипел и принимал специфическую агрессивно-оборонительную позу. При этом зрачки кота были расширены до предела, глаза имели «стеклянный вид», на морде отображался оскал. На внешние раздражители (помахивание перед мордой рукой, громкие звуки) он не реагировал. Далее кот внезапно падал, после чего мгновенно просыпался, быстро вскакивал на ноги и некоторое время имел весьма испуганный вид. Явно пережитое во сне находилось в диссонансе с реальным окружением кота.

Специалисты описывают вегето-соматические реакции, характерные для парадоксального сна со сновидениями, и у лошадей. Во время сна лошади максимально расслабляют скелетные мышцы, для чего ложатся на бок и вытягивают конечности и шею. При этом уши и хвост животных остаются неподвижными. На стадии парадоксального сна у животных фиксируют быстрые движения глазных яблок, одышку и тахикардию. У жеребцов отмечают частичную эрекцию пениса. Описаны случаи, когда жеребец, находившийся в парадоксальной стадии сна, внезапно поднимался на ноги и пытался сделать садку на ближайшую лошадь. Возникает подозрение, что жеребец видел эротический сон (Э. Хенгги, 2004).

Приведенные примеры активизации психосоматических реакций и изменений вегетативных функций у животных на стадии парадоксального сна не являются эксклюзивными наблюдениями. Видотипичные проявления парадоксальности физиологического состояния в процессе сна можно наблюдать и у животных самых разных видов: кур, гусей, свиней, ослов. Все эти наблюдения и данные регистрации ЭЭГ позволяют считать, что при парадоксальном сне животные находятся в особом возбуждении. Отстраняясь от внешних раздражителей, они переживают определенные события из своего личного опыта, т. е. на уровне центральных аппаратов зрения, слуха, обоняния или тактильного восприятия в нервной системе животных формируются образы в отсутствие их реальных прототипов в окружающей среде. Если упростить рассуждения о процессах, протекающих в центральной нервной системе животных во время парадоксального сна, то можно согласиться с тем, что не только человек, но и животные видят сны.

Исследования, выполненные на человеке, свидетельствуют о том, что обыкновенно людям снятся зрительные образы, их собственные действия и действия других фигурантов, а также события из личного опыта. Реже человеку снятся звуки и запахи. Условия, в которых человек спит, влияют на характер картины сновидений. Так, в жарком помещении может присниться летняя картина. В холодном помещении вероятны сновидения из зимнего опыта человека. Звуковые раздражители влияют на сценарий сна.

Не менее сильное влияние на образное содержание снов оказывают и раздражения со стороны внутренних органов спящего (переполнение мочевого пузыря, прямой кишки, физические боли, половое возбуждение, жажда). В этих случаях сны содержат сцены, связанные с удовлетворением возникших физиологических потребностей или снятия дискомфортного состояния.

Большую ценность для понимания механизма формирования сновидений у животных и человека представляют исследования сна и сновидений у слепых и от рождения слепоглухонемых людей (Е. А. Громова, 1969). Оказывается, что у слепых от рождения людей сны лишены зрительных образов. Их сны представляют комбинацию слуховых, ольфакторных, вкусовых и тактильных ощущений. Если человек потерял зрение в возрасте

старше 6 лет, то он до конца жизни продолжает видеть сновидения со зрительными образами своего детства.

Можно с большой уверенностью утверждать, что основу сновидений у животных составляют зрительные образы с элементами слуховых, обонятельных, вкусовых и тактильных ощущений, которые могут иметь и яркую эмоциональную окраску. Собаки во сне могут яростно лаять или рычать, демонстрируя этим виртуальную злобу или агрессию. Петухи иногда во сне издают боевой клич. Кошки скалятся, рычат, урчат или фыркают на стадии парадоксального сна. Наблюдения за спящими жеребцами-производителями свидетельствуют о том, что они видят эротические сны.

Автор наблюдал у своей собаки поведение, доказывающее наличие ольфакторных и вкусовых компонентов сновидений. Во время глубокого сна на парадоксальной стадии собака иногда принюхивается: учащенно и поверхностно втягивает носом небольшие порции воздуха. Однажды в описанной ситуации автор подложил под нос собаке кусок колбасы. В ответ у пса началось столь обильное слюноотделение, что собака не успевала заглатывать слюну и начала ею захлебываться. Думаю, что таким образом у спящего животного были индуцированы обонятельно-вкусовые сновидения.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СНОВИДЕНИЙ

Наличие парадоксальной стадии сна у животных с разным уровнем филогенетического развития (от птиц до приматов) свидетельствует о том, что сны играют важную физиологическую роль. И чем сложнее психика животного, тем большее время отводится на парадоксальный сон и, следовательно, на время сновидений в структуре суточного сна. Накопленный учеными фактический материал позволяет утверждать, что сновидения причастны к процессам организации памяти и, следовательно, научения животных. Люди во сне переживают события давно минувших лет с мельчайшими подробностями и временной точностью. Интересно, что зачастую этим людям в состоянии бодрствования кажется, что эти события они забыли окончательно и бесповоротно.

С другой стороны, люди сообщают о том, что им снится цепь абсолютно бессмысленных и логически не связанных между собой картин (бред). По убеждению Т. Н. Ониани (1980), парадоксальный сон имеет исключительное значение для организации памяти. Депривация парадоксального сна нарушает процесс запоминания. Животные, искусственно лишаемые парадоксального сна, утрачивают способность вырабатывать простейшие условные рефлексы.

Значение сна для нормального течения мыслительных процессов подтверждают специальные эксперименты на человеке американского исследователя У. Демента, о которых уже упоминалось выше. Люди, страдающие потерей памяти, почти не видят снов. С другой стороны, люди, страдающие бессонницей, демонстрируют плохую обучаемость, поскольку имеют плохую память. Для них характерно нарушение координации нервных процессов, нелогичность мышления и принятие ошибочных решений. Выполнение интеллектуальных тестов для таких людей представляет непосильную задачу.

На парадоксальной стадии сна происходит воспроизведение прошлого опыта и задержка процесса забывания. Эмоциональное переживание событий представляет собой способ сортировки или фильтрации информации, в результате которой эмоционально окрашенные картины остаются в памяти, а наименее значимые — стираются. Следовательно, парадоксальный сон обслуживает механизм запоминания биологически значимой информации. Так или иначе, с точки зрения этологии сновидения участвуют в формировании личного опыта индивидуума.

6.5. РЕГУЛЯЦИЯ РИТМИЧНОСТИ СНА И БОДРСТВОВАНИЯ

В основе регуляции смены активного и неактивного состояния животного организма лежат нервные и гуморальные процессы. Для многих позвоночных животных определяющее значение в возникновении ритмов поведения имеет свет. Прежде всего это относится к птицам. У подавляющего большинства пернатых (исключение составляют ночные виды) с приближением вечерних сумерек развивается сонливость, дремота и сон. Утром на рассвете они просыпаются и включаются в активные действия. Такой же биоритм активности характерен и для млекопитающих животных с монофазной природой сна. У животных с полифазной природой сна связь с фотопериодом менее выражена или вообще отсутствует.

Усилиями физиологов, морфологов, биохимиков и гистохимиков доказано, что нервные клетки ядер шва обладают ритмической нейросекрецией. Снижение интенсивности афферентного потока со стороны экстеро-, интеро- и проприорецепторного аппарата организма животных приводит к падению неспецифической электрической активности ретикулярной формации ствола мозга, стимулирует функциональную активность ядер шва и позволяет неспецифическим ядрам таламуса синхронизировать электрическую активность коры.

Стимуляция ядер шва, в свою очередь, запускает процесс синтеза серотонина из аминокислоты триптофана. Образующийся в ядрах шва серотонин по аксонам нейронов распространяется к нейронам ретикулярной формации, таламуса, гипоталамуса, лимбической системы и блокирует их активирующее влияние на кору больших полушарий. Отсюда следует справедливое утверждение о том, что *серотонин* — это не просто медиатор центральной нервной системы, а *медиатор сна*. Однако его участие в механизме формирования сонного состояния специфично.

В специальных экспериментах было обнаружено, что искусственная блокада процессов синтеза серотонина устраняет у животных лишь фазу медленного сна и не влияет на фазу быстрого сна. Таким образом, серотонин выступает как *посредник медленного сна*.

Нейросекреторной активностью обладает еще одна область ствола мозга — так называемое синее пятно покрышки. Здесь вырабатывается *норадреналин — медиатор пробуждения*. Он выступает в качестве антагониста серотонина. Активность синего пятна, кроме того, приводит к торможению функциональной активности ядер шва. Другими словами, синее пятно покрышки и ядра шва находятся в реципрокных отношениях.

Интересную гипотезу регуляции ритма сна и бодрствования предложили американские исследователи А. Хобсон и Р. Мак-Карли (1977). В соответствии с их представлениями, биоритмы сна задаются спонтанной электрической активностью гигантских нейронов моста, которые имеют синаптические связи со многими структурами головного мозга. Ритмическая электрическая активность гигантоклеточного ядра моста, адресованная синему пятну, служит триггерным механизмом пробуждения. Активность гигантских нейронов моста, направленная на ядра шва, приводит к интеграции тормозных процессов и развитию сна. В данной схеме остаются неясными причины активизации тех или иных гигантских нейронов.

6.6. ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕАКТИВНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Крупный рогатый скот (КРС) затрачивает на сон и отдых 40% дневного времени и 60% ночного. Животные могут отдыхать как в состоянии лежа, так и в положении стоя. Отдых у животных сочетается с руминацией. При постоянном

содержании на пастбище в летнее время у КРС продолжительность отдыха составляет от 6 до 12 часов в сутки[45]. В жаркую погоду животные смещают свою кормовую активность на более прохладное ночное время и, соответственно, увеличивают время на сон и отдых в дневное время.

Интересно, что КРС, адаптированный к открытой местности (степные и полупустынные районы), в жару не ищет укрытий. Животные, привыкшие к жизни в помещениях, на пастбище в жаркое время чувствуют себя некомфортно и поэтому на отдых стараются расположиться в тени или у водоема, где температура воздуха ниже.

При благоприятных погодных условиях на пастбище КРС отдыхает в промежутке с 9 до 11 часов и с 14 до 16 часов. Дневной отдых при этом суммарно составляет 5–6 часов.

На пастбище у коров можно наблюдать и позу замирания, когда животные как бы замирают в положении стоя. При этом у них прекращается и жвачка (отрыгивание, пережевывание и вторичное проглатывание тщательно пережеванного корма). Продолжительность периодов замирания невелика, но точно не установлена. Известно, что увеличение времени на замирание у коров является признаком неблагополучия.

Время дневного отдыха у быков зависит и от площади пастбища. Чем большая площадь приходится на одно животное, тем продолжительнее у него отдых и сон.

Взрослые особи КРС в дневное время имеют 2–4 периода сна и отдыха и во время отдыха чередуют положение лежа и стоя.

Технология содержания животных влияет на время и характер сна КРС. Если на пастбище животное для отдыха выбирает любое удобное положение, то на привязи в стойле у него возникают существенные ограничения. Слишком тесное стойло или короткая привязь не позволяют животному принять необходимое для сна положение.

Методом электроэнцефалографии (ЭЭГ), электрокардиографии (ЭКГ), руминографии и клиническими наблюдениями установлено, что у КРС сон переходит в фазу активного сна (фаза быстрого движения глазных яблок) только при условии, что животное занимает положение лежа. Причем это должно быть строго определенное положение — так называемое положение «родильного пареза». Эта поза характеризуется тем, что животное в положении лежа на боку изгибает шею и кладет голову рядом с грудной клеткой на подогнутые под себя передние конечности носом к копыту задней конечности. При этом и задние конечности имеют характерное положение. Наружная задняя конечность лежит параллельно телу, согнутая в коленном и скакательном составах, и направлена в сторону головы и шеи животного. Другая задняя конечность оказывается вытянутой под углом примерно 30° к продольной оси тела в краниальном направлении, но придавленной телом.

Именно в таком положении у КРС фиксируют быстрые движения глазных яблок, подергивание ушей, клонические сокращения подкожной мускулатуры. Становятся редкими сокращения рубца. Регистрируемая на этом фоне ЭЭГ имеет вид, типичный для глубокого сна. На ней появляются электрические высокочастотные низкоамплитудные волны десинхронизации. В норме у коров периоды быстрого сна появляются главным образом в ночное время, когда животных ничто не беспокоит. За ночь регистрируют 6–10 периодов быстрого сна.

Быстрый сон абсолютно необходим животным. Экспериментальное лишение или ограничение быстрого сна приводило к негативным изменениям в ЦНС животных. У лактирующих коров при этом отмечали снижение потребления корма, молочной продуктивности, повышенную возбудимость и агрессивность к обслуживающему

---

[45] *Новицкий Б.* Поведение сельскохозяйственных животных. М., 1981.

персоналу. Если КРС в ограниченном пространстве не может принять позу «родильного пареза», животные фактически лишаются полноценного сна. У коров в положении стоя возникает только медленный сон. Для развития быстрого сна животным необходим определенный минимум жизненного пространства, в котором они имеют возможность принять соответствующую позу.

Этологической особенностью КРС и других жвачных является наличие у животных продолжительных периодов дремоты, которые обычно совпадают со жвачкой. Дремота у жвачных может наблюдаться как в положении лежа с вытянутой вперед шеей, так и в положении стоя. Время сна и руминации находится в обратно пропорциональных отношениях. В процессе онтогенеза время сна телят сокращается по мере развития желудочно-кишечного тракта. С увеличением в рационе КРС доли грубых кормов увеличивается время жвачки, следовательно, и время дремоты. При этом одновременно происходит пропорциональное сокращение времени на сон.

Овцы на пастбище имеют 8–15 периодов отдыха. В зависимости от погоды, условий выпаса, физиологического состояния животного в сумме за сутки овцы спят и отдыхают 8–13 часов. За сутки у овец насчитывают в среднем 7 периодов сна (медленный + быстрый сон). Состояние дремоты у них занимает около 4,5 часов в сутки. На медленный сон приходится 3–4 часа. Быстрый сон занимает у овец не более 1 часа за сутки.

В жару для отдыха овцы выбирают затененные места. Они отдают предпочтение специальным навесам, а при их отсутствии — раскидистым деревьям. Тяготеют они и к местам водопоя. Если таковых вблизи нет, то животные сбиваются в гурты и прячут головы в тень от соседних особей. При этом они спят в положении стоя. Если условия позволяют (комфортная температура и не беспокоят соседи), овца может отдыхать и в положении лежа, сочетая отдых со жвачкой.

На пастбище овцы для отдыха выбирают участки с низким травостоем или участки, вообще лишенные растительности.

Козы, хоть и принадлежат к той же хозяйственной группе животных, что и овцы, известной как мелкий рогатый скот (МРС), в этологическом отношении существенно отличаются от овец. К сожалению, их поведение в целом менее изучено по сравнению с поведением овец. Литературные данные о неактивных формах поведения коз единичны. Известно, что в силу более высокой дневной активности козы в светлое время суток меньше времени отводят на отдых и сон (не более 3–4 часов). Однако в ночное время сон у коз более продолжителен. Не последнюю роль здесь играет тот факт, что козы для сна и отдыха устраиваются отдельно от других особей. Поэтому они реже беспокоят друг друга во время отдыха (в сравнении с овцами). Следовательно, у коз отдельная фаза сна и отдыха в ночное время более продолжительна. Поэтому и суммарное время ночного сна у козы более продолжительно. В целом же за сутки козы спят при прочих равных условиях столько же, сколько и овцы.

Лошади верховых пород и рысаков спят и отдыхают от 12 до 15 часов в сутки. Причем в светлое время суток сон и отдых у лошадей занимает не более 20% времени. Ночью лошади спят и дремлют примерно половину всего времени. В балансе неактивного поведения у лошадей велик удельный вес дремоты.

95% лошадей за день имеют два и более периодов отдыха. Хронометрические исследования показали, что как в табуне, так и в денниках часть времени сна лошадь проводит в положении стоя. Однако в табуне лошади спят чаще стоя, чем лежа. В среднем лошади отдыхают лежа 2,5 часа в сутки. В деннике лишь 15–25% времени сна животное стоит на

ногах, а остальное время спит лежа. В табуне первым ложится жеребец-вожак, и лишь после него положение лежа могут принять и субдоминантные особи. Глубокий (быстрый) сон у лошадей фиксируется только в положении лежа. В положении стоя животные отдыхают и входят в состояние медленного сна. При глубоком сне у лошадей имеет место расслабление всего тела. Уши и хвост остаются неподвижными. Лошадь не может спать на одном боку более двух часов.

Пони больше времени отводят на сон (около 5 часов в светлое время суток). При этом у пони регистрируют 8–10 периодов глубокого сна продолжительностью 5 минут каждый.

Положение лошади во время сна определяется и физиологическим состоянием животного. Так, при наблюдении за подсосными кобылами было обнаружено, что в дневное время жеребята-сосуны спали 99 минут стоя и 12 минут лежа. Их матери спали соответственно только 30 минут и только в положении стоя.

В случной сезон при табунном содержании жеребец не спит по несколько суток кряду.

Суточный бюджет времени лошадей существенно зависит от условий их содержания и эксплуатации. После перевода лошадей с зимне-стойлового на летне-пастбищное содержание соотношение активных и неактивных форм поведения животных меняется. Первые сутки-двое лошади вообще не ложатся. В течение месяца после перевода животных на пастбище доля сна в суточном балансе времени лошадей остается пониженной.

Когда лошади остаются в стойле на короткой привязи и не могут принять положение лежа, они лишаются стадии быстрого сна. При этом от животного следует ожидать понижение работоспособности. Лошади лишаются полноценного сна и в случае, когда их транспортируют на большие расстояния и при этом в целях безопасности держат на короткой привязи.

Рацион также может повлиять на отдых лошадей. Например, при замене овса на сено лошади больше времени отдыхают в положении лежа. Аналогичным образом влияет на продолжительность и характер отдыха лошадей голодание (например, предубойное лишение корма).

Свиньи — менее подвижные животные по сравнению с другими домашними животными. Соответственно, и суточный баланс поведения у них сдвигается в пользу отдыха и сна. За сутки свиньи в зависимости от возраста, погоды, физиологического состояния и упитанности тратят до 19 часов на сон и отдых. Эти животные спят только в положении лежа на боку. При этом они вытягивают передние и задние конечности, а шею и голову кладут на пол. Для спящей свиньи характерна высокая степень релаксации.

Лактирующие свиноматки могут при этом еще и кормить поросят. Как правило, свиньи спят коллективно (одновременно спит вся группа), а не поодиночке.

Много времени у свиньи приходится и на отдых (без сна). Причем отдыхать животное может не только лежа, но и сидя, и даже стоя (замирает). В положении сидя свинья часто дремлет: периодически опускаются тяжелые веки и кратковременно закрываются глаза, слегка опускается и даже падает голова. По данным A. F. Fraser и D. M. Broom[46], свинья ежедневно проводит около 5 часов в состоянии дремоты. Так называемый медленный сон занимает у этого вида животных в среднем 6 часов. На долю быстрого сна приходится меньше времени — 1,75 часа. Всего же за сутки исследователи насчитали у свиньи 33 периода быстрого сна.

В жару при вольном содержании свиньи спят и отдыхают в тени. При наличии мелкого водоема (большой лужи) свинья может расположиться на отдых и в воде (грязи). Последняя слабость свиней связана

[46] *Fraser A. F., Broom D. M.* Farm animal behaviour and welfare. CABI, 1997.

с проблемами терморегуляции. Свинья, имея толстый слой подкожного жира, чувствует себя крайне некомфортно при высоких температурах. Грязевые ванны за счет дополнительной теплоотдачи позволяют животному справиться с этой проблемой и поддерживать тепловой баланс во время отдыха.

Собаки имеют ярко выраженный полифазный сон. Они одинаково легко засыпают и просыпаются и в светлое, и в темное время суток. В процессе онтогенеза суммарное время, затрачиваемое на сон в течение суток, существенно меняется. В ранний постнатальный период у щенка сон занимает до 20 часов. У собак репродуктивного возраста на сон уходит 10–12 часов. У старых животных продолжительность сна увеличивается и достигает 18–20 часов.

Собаки — животные, зависимые от человека. Они легко адаптируются к режиму жизни, который задает хозяин. Деревенские собаки зачастую перемещают время сна на светлое время, а ночью бодрствуют и занимаются пищедобывающей и социальной активностью. Многие из них в ночное время могут часами безадресно лаять. Другие обходят свою территорию, навещают соседей, обследуют помойки и выгребные ямы.

Городские (домашние) собаки ночью спят вместе со всеми членами семьи. Полифазный характер их сна при этом имеет свою особенность. Продолжительные периоды сна чередуются с короткими периодами бодрствования. В последнем случае собака пробуждается, осматривается, меняет позу и после непродолжительного времени вновь впадает в сон. За ночь у средневозрастной собаки бывает от 7 до 12 циклов сна. Один цикл занимает 5–10 минут. Большую часть в нем составляет медленный сон (80%). Быстрый сон короток, но имеет яркое клиническое сопровождение: круговые движения глазных яблок сопровождаются подергиванием вибрисс, пальцев передних конечностей, клоническими сокращениями скелетной мускулатуры, движениями ушей и хвоста. Собаки видят сны, во время которых издают сдавленные звуки (тявканье, рычание, скулеж). В эти моменты дыхание животного становится редким и глубоким, глаза остаются полуоткрытыми, но реактивность нервной системы понижена. На слабые, средние и даже сильные раздражители глубоко спящая собака не реагирует.

Собаки спят в разных позах в зависимости от условий (температура, площадь лежанки, физиологическое состояние). Чаще всего собака ложится на живот, вытягивает вперед передние лапы и кладет на них голову. В таком положении собака дремлет. Дремота в балансе неактивного поведения собаки занимает большой удельный вес.

Для более глубокого сна собака сворачивается «калачиком». Многие собаки для более полного отстранения от внешних раздражителей накрывают нос хвостом. Если позволяет обстановка, собака спит и лежа, вытянувшись на боку. Практически все собаки при полном расслаблении периодически, но не чаще 3–4 раз за сутки, принимают дорсальное положение для сна. При этом они вытягивают шею, оставляя передние конечности полусогнутыми в локтевых и запястных суставах. Задние конечности занимают характерное положение — без напряжения вытягиваются назад, бедра отваливаются в стороны, открывая брюхо собаки. Столь незащищенная поза возможна только в условиях абсолютной безопасности. При малейшем беспокойстве собака переворачивается и ложится на брюхо.

В раннем постнатальном периоде щенки для сна могут принимать позу «цыпленка табака» — лежа на животе, задние конечности (в силу высокой подвижности тазобедренных суставов щенков) разъезжаются в стороны. Потребность во сне у животных столь велика, что они способны впасть в глубокий сон и в самых неожиданных позах.

Собаки — животные социальные. В группах они часто спят вповалку — наваливаясь друг на друга. Эта этологическая черта особенно характерна для щенков-однопометников. В больших пометах некоторые особи оказываются с головой придавленными своими братьями и сестрами, однако терпят это неудобство продолжительное время. В одиночку щенки спят редко: если это случается, то в жаркое время. В обычных условиях щенок для сна пытается найти себе компаньона, роль которого может выполнять и хозяин. В структуре неактивного поведения молодняка соотношение дремота–сон значительно шире, чем у взрослых собак. Другими словами, щенки больше времени спят, чем дремлют. А взрослые животные много времени посвящают дремоте, но по сравнению со щенками меньше времени спят.

Кошки. Эти животные претендуют на роль чемпионов по продолжительности сна и отдыха. Такая этологическая особенность кошек определяется особенностями физиологии их опорно-двигательного аппарата и нервной системы. Домашние кошки не способны к длительным физическим нагрузкам, например продолжительному бегу. Кошки хорошо приспособлены к кратковременным действиям взрывного характера (бросок на жертву, прыжок на дерево и др.). В их мышцах невелик запас гликогена, креатинфосфата, АТФ.

Кроме особенностей энергетического обеспечения, скелетные мышцы кошки отличаются и специфическим газообменом. Гемоглобин крови кошек имеет пониженное сродство к кислороду. Поэтому при прочих равных условиях скелетная мускулатура кошек получает из крови меньше кислорода по сравнению с другими животными.

К тому же поперечно-полосатая мускулатура кошек содержит сравнительно мало миоглобина. Следовательно, при больших и продолжительных физических нагрузках в мышцах кошки быстро развивается дефицит энергетического материала, образуется кислородная задолженность, в мышцах и крови накапливается молочная кислота, т. е. нарастает утомление, ликвидировать которое кошки могут только в период отдыха. С этой точки зрения вполне понятно, почему на протяжении суток периоды активности у кошек чередуются с периодами отдыха. Такая полицикличность поведения проявляется как у молодняка, так и у взрослых кошек.

Наблюдения за котятами показывают, что в результате активных действий (игровое, исследовательское, пищевое поведение) они быстро утомляются, но и быстро восстанавливаются во время короткого отдыха. Котята раннего возраста могут просто рухнуть от изнеможения и заснуть прямо во время игры. Однако уже через несколько минут глубокого сна они пробуждаются и вновь принимаются за возню, игру в догонялки, прятки, охотников или поиски пищи.

Животные старших возрастов используют время более «рационально». Их активные действия связаны с реализацией витальных и социальных потребностей. Но все-таки большую часть суток они остаются в неактивном состоянии. Однако нельзя сказать, что кошки бездействуют в это время. В состоянии дремоты и медленного сна они не прекращают контролировать окружающую среду. Их ушные раковины мгновенно разворачиваются в сторону источника малейшего шороха. В случае повышенной значимости источника раздражения на его анализ переключаются и другие сенсорные системы — зрение, обоняние, тактильная сенсорика. Глубокий сон взрослых кошек не столь безмятежен, как у котят. Лишь во время очень коротких периодов быстрого сна кошка утрачивает реактивность на сильные раздражители. В остальное время ее сон очень чуток.

Таким образом, во время отдыха кошка, с одной стороны, восстанавливает свои

силы, а с другой — непрерывно проводит мониторинг обстановки, в которой она находится.

Зрелые и старые кошки имеют специфическую структуру сна. Так же, как и у других животных, сон кошек имеет три периода: период дремоты, медленного сна и период быстрого сна (период быстрого движения глазных яблок). Большую часть времени неактивного поведения (отдых + сон) кошки находятся в состоянии дремоты. Суммарное время неактивного поведения взрослых кошек достигает 22 часов. Собственно сон занимает у них около 8–10 часов. Остальное время приходится на отдых и дремоту.

Периоды отдыха, дремоты и сна у кошек легко определяются по тому, в какой позе находится животное. Для отдыха большинство кошек занимают положение лежа на животе с поджатыми под себя конечностями. При этом голова и шея кошки несколько втягиваются, а хвост размещается рядом с телом в головном направлении.

Положение хвоста в данной ситуации довольно информативно. В случае, когда хвост животного остается вытянутым в краниально-каудальном направлении и животное принимает позу лежа на животе, нельзя говорить не только об отдыхе, но даже и о неактивном поведении кошки. Эта поза готовности к активным действиям (прыжок, бросок). В такой позе у кошки отмечается повышенный тонус мышц и даже состояние изометрического режима сокращений скелетной мускулатуры. В этой позе кошка никогда не входит в состояние дремоты и тем более в состояние сна.

Иногда для отдыха кошки принимают положение сидя. Если во время отдыха у кошки начинает развиваться дремота, то животное непременно займет более удобное положение — положение лежа на животе.

Характерной этологической особенностью домашних кошек в период отдыха и дремоты является специфическая вокализация, известная как мурлыканье. Однако мурлыканье во время отдыха и дремоты предполагает определенную психо-эмоциональную расслабленность животного. По крайней мере, после стрессовых состояний и больших физических нагрузок вокализация у кошек во время отдыха и дремоты отсутствует.

Для сна (прежде всего, фазы быстрого сна) кошка занимает положение лежа на животе, свернувшись калачиком. При этом животное изгибает позвоночник так, что голова и хвост направляются навстречу друг другу и размещаются рядом с животом. Передние конечности сгибаются в локтевых и запястных суставах и подтягиваются под тело кошки. Задние конечности, наоборот, вытягиваются в краниальном направлении и могут служить своеобразной «подушкой», на которую кошка кладет голову. Во время глубокого сна кошка укрывает себе нос хвостом или передней лапой.

Для периода сна кошки характерна определенная клиническая картина. Во время медленного сна животное реагирует на сильные и средние раздражители и не реагирует на слабые стимулы из внешней среды. Отмечается подвижность ушных раковин при возникновении звуковых стимулов.

Фаза быстрого сна скоротечна, фиксируется только тогда, когда кошка сворачивается калачиком. При этом у кошки можно наблюдать быстрые круговые движения глазных яблок при закрытых или частично открытых глазах. Животное не реагирует на зрительные или звуковые стимулы внешней среды даже большой силы.

Периодически на теле животного можно наблюдать клонические сокращения подкожной мускулатуры, подергивание вибрисс и ушных раковин. Время от времени возникают движения отдельных пальцев передних конечностей и хлесткие удары хвоста. Возможно возникновение ос-

кала на морде животного с негромкой вокализацией в форме рычания.

Редко можно наблюдать особую форму «сонного перевозбуждения» кошки, когда во время фазы быстрого сна животное вскакивает, издает угрожающие звуки и даже совершает прыжок в сторону воображаемого противника, предварительно приняв характерную U-образную позу с хвостом «трубой». При этом у кошки открыты глаза, зрачки расширены до предела, но зрительный анализатор у животного остается выключенным. В порыве возбуждения животное слепо натыкается на предметы (или падает с дивана), от чего наступает внезапное пробуждение, и кошка некоторое время пребывает в состоянии недоумения и испуга. Однако осознав безопасность возникшего положения, животное, скорее всего, примет решение продолжить сон.

С большой степенью уверенности можно утверждать, что и кошки во время глубокого сна видят сновидения. Клинические признаки сна со сновидениями у кошки практически такие же, что и у человека. Однако метод опроса (основное доказательство наличия сновидений) по понятным причинам в случае с кошкой, как и с другими животными неприемлем.

Птицы — многочисленный и этологически разнообразный класс животных. Неактивные формы поведения у птиц (в первую очередь диких) изучены недостаточно. Многие птицы способны большую часть своей жизни проводить в полете (альбатросы, буревестники). Поэтому, строго говоря, термин «неактивные формы» поведения к ним применять некорректно. Такие птицы способны одновременно сочетать и активные действия (полет), и отдыхать. Изучение поведения таких птиц в неволе (фактически в состоянии глубокого стресса) дает искаженную картину их биологии.

Поведение в целом, и неактивное поведение в частности, хорошо изучено лишь у некоторых птиц, полностью или частично одомашненных. Анализ доступного научного материала позволяет сделать некоторые обобщения относительно неактивных форм поведения птиц в целом. Исследования на таких птицах, как куры, гуси, утки, индейки, цесарки, свидетельствуют о том, что птицы располагают суточной полицикличностью поведения, которая распространяется и на неактивные формы.

Наши исследования показали, что характер сна и отдыха у птиц зависит от продолжительности светового дня. Так, у японских перепелов при групповом содержании и круглосуточном освещении выявлены семь циклов активности и отдыха. При сокращении продолжительности освещения птиц до 13 часов ритм активности и отдыха изменялся. Снижение интенсивности освещения также затормаживает активные действия. В сумерках все домашние птицы проявляют сонливость. В темное время перепела главным образом отдыхали, а в светлое время больше находились в активном состоянии. Большинство птиц и в светлое время демонстрировали готовность к отдыху. Однако из-за десинхронизированной активности членов группы в светлое время отдых отдельных членов группы носил неритмичный характер.

У домашних птиц можно выделить три разновидности неактивного поведения: отдых, дремоту и сон. Критериями этих состояний служат клинические внешние проявления и изменения активности вегетативных функций. Отдых характеризуется реакцией замирания. У отдельных видов птиц можно заметить специфическую позу, которую животные принимают для отдыха. Так, куры любят для отдыха устраиваться на насест. Гуси часто отдыхают, стоя на одной ноге и положив голову на спину. Все птицы могут отдыхать и на брюхе с поджатыми под себя ногами. Общее свойство всех отдыхающих птиц — отсутствие локомоций, частичная расслабленность скелетной мускулатуры.

Во время отдыха птицы полностью контролируют окружающую их обстановку. Глаза у птиц открыты, они проявляют адекватные реакции на все виды раздражителей (зрительные, звуковые, тактильные) и в любой момент готовы перейти к активным действиям. Деревенские куры на вольном содержании приурочивают отдых к самому жаркому времени дня. Для этого у них имеются места предпочтения: укромные и прохладные закутки (под навесом, в тени кустарника или раскидистых травянистых растений вроде лопуха, крапивы).

На полуденный отдых куры чаще собираются группами, в которые входят знакомые друг другу и не вызывающие раздражения особи. Петух хоть и располагается особняком (чтобы контролировать территорию), но при этом также находится в компании приближенных кур. В жару во время отдыха куры могут принять положение лежа на боку с распущенным крылом.

Как правило, птицы сочетают отдых с грумингом. Груминг птиц включает очищение клюва и лап после кормления, очищение перьевого покрова. У водоплавающих птиц дополнительно можно наблюдать смазывание перьевого покрова выделениями сальных желез. Куры, индейки, цесарки и многие другие виды для чистки пера применяют пылевые ванны или купание в золе.

Признаками дремоты служит сонливое состояние птицы. Наиболее типичное проявление дремоты можно наблюдать у кур в сумерках.

Птица занимает удобное для отдыха положение (сидя на жерди, стоя или сидя на земле). Веки птицы становятся тяжелыми, она периодически «клюет носом», т. е. роняет голову. Как правило, хвост и крылья птицы при этом слегка опущены, перья оттопырены, голова и шея втянуты. Реактивность нервной системы понижена: на слабые и средние раздражители птица не реагирует.

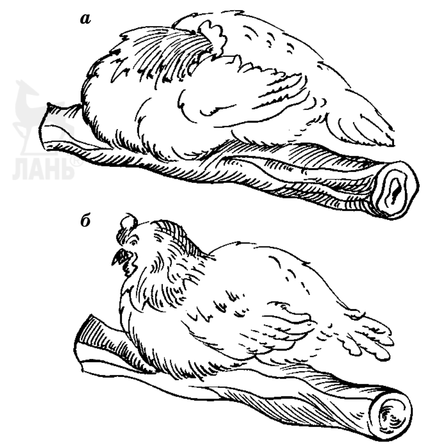


Рис. 79
Поза сна (а) и дремоты (б) у курицы

Сон у птиц развивается как продолжение дремотного состояния. Однако поза для сна довольно специфична. Спят птицы как в положении стоя, так и сидя. Причем некоторые птицы могут спать, стоя на одной ноге. Обязательным условием сна является то, что голову птица помещает ближе к центру тяжести. Куры и утки засовывают голову под крыло, гуси, сильно изгибая шею, кладут голову на спину. В положении сидя птица затрачивает на 40% меньше обменной энергии, чем в положении стоя. Потери тепловой энергии у птиц при этом ниже на 20%[47].

Куры для ночного отдыха выбирают насест (рис. 79).

В дневное время они насест используют редко. Установлено, что склонность к насесту имеет генетическое детерминирование. Куры некоторых пород утратили потребность взбираться на высокие насесты, тогда как у кур других пород такая потребность существует. Верхние этажи занимают птицы, имеющие более высокий иерархический ранг. Субдоминантным членам группы остаются нижние насесты или даже пол курятника. Есть точка зрения, в соответствии с которой ранний опыт цыплят определяет последующий интерес к на-

[47] *Fraser A. F., Broom D. M.* Farm animal behaviour and welfare. CABI, 1997.

сесту. Если в раннем возрасте цыплята не практиковались в использовании насеста для ночного отдыха, то и в зрелом возрасте насест не будет вызывать у них интереса.

Круглосуточный мониторинг поведения домашней птицы показывает, что суммарная суточная продолжительность сна у этих животных составляет 7–9 часов в зависимости от видовой принадлежности и технологии содержания. Считается, что глубокий (быстрый) сон у птиц занимает около 0,5–1,0% суточного времени сна. Причем наступает он исключительно в темное время, ближе к полуночи. На его возникновение влияет наступление темноты и снижение общего возбуждения нервной системы птицы вследствие сокращения интенсивности суммарного афферентного потока. Во время стадии быстрого сна у птиц фиксируют клонические сокращения скелетной мускулатуры на фоне внезапного падения крыльев и хвоста. Возможны также эпизодические вздыбливания пера на спине и затылке спящих птиц.

Необычно спит птица фламинго. Помимо того, что розовый фламинго спит, попеременно стоя то на правой, то на левой ноге, у этой птицы во время сна обязательно открыт один глаз. Поэтому к стае спящих фламинго очень трудно приблизиться незаметно. Есть основания полагать, что у этих птиц правая и левая половина мозга спят в разное время. Когда в состоянии сна находится правая половина, левая бодрствует, и наоборот. Такое предположение вполне допустимо, поскольку доказана возможность раздельного функционирования правой и левой половин мозга во время сна в экспериментах на вторичноводных животных.



ГЛАВА 7

РАЗМЕРЫ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ И ИХ ЛОКОМОЦИИ

Размеры животных, обитающих на Земле, колеблются в широких пределах — от сотых долей миллиметра до десятков метров. Самое маленькое млекопитающее (землеройка) имеет массу в 2 г. Самое большое наземное животное — слон — весит около 5 т. Но самые крупные представители позвоночных обитают в водной среде. Голубой кит в 20 раз тяжелее слона.

Перечисленные животные живут в разных средах (почва, воздушная среда, водная среда) и имеют существенные этологические отличия. Размер животных определяют как земные, так и космические факторы.

Как большие, так и малые размеры тела имеют свои преимущества и относительные недостатки. Крупное животное, следовательно, *физически сильное*, *имеет меньше врагов*. Поэтому современные гиганты — слоны, киты, носороги, крупные кошки — могут позволить себе роскошь одиночества. Они в состоянии самостоятельно защитить себя практически от любого врага. Кроме того, одиночный образ жизни предполагает *отсутствие пищевых конкурентов в ближайшем окружении*, что облегчает поиск больших количеств пищи. К тому же большие размеры тела позволяют животным совершать *длительные миграции с минимальными затратами энергии* в поисках мест скопления кормовых ресурсов.

Наконец, большие размеры тела создают определенные метаболические особенности организма, что, в свою очередь, создает предпосылки для жизни как в условиях высоких температур, так и в полярных районах с коротким летом и низкими среднегодовыми температурами.

Преимущества больших размеров тела являются продолжением их недостатка. Поэтому крупных животных в природе не много. Значительно больше видов со средними и мелкими размерами. Однако история органической жизни имела периоды царствования именно крупных животных (динозавров). Внезапная массовая гибель динозавров подчеркивает уязвимость гигантов.

Мелкие животные более многочисленны на Земле. Достаточно упомянуть о том, что 2/3 видового состава царства животных составляют насекомые — животные, размеры которых измеряются миллиметрами. Самые крупные представители насекомых по массе тела не дотягивают даже до самых мелких представителей млекопитающих и птиц. Напрашивается вывод о том, что в современном животном мире мелкоформатность более рациональна. Обращает на себя внимание огромная численность мелких животных во всех классах.

Каковы же преимущества мелких животных? Совершенно очевидно, что групповой образ жизни мелких животных об-

легчает *процесс воспроизводства*. Высокая напряженность их метаболизма обусловливает их *способность в короткий промежуток времени совершить полный жизненный цикл* от образования гамет до формирования половозрелой особи. За 3-летний период жизни 30-граммовая мышь способна произвести на свет в 100 раз больше потомков, чем 5-тонный слон за всю его продолжительную жизнь. Мелкому животному *проще отыскать корм* в ближайшем окружении и насытится малым количеством корма. Групповой образ жизни мелких животных обеспечивает *определенный уровень безопасности* отдельной особи.

7.1. ПРИЧИНЫ, ОГРАНИЧИВАЮЩИЕ ПРЕДЕЛЫ РАЗМЕРОВ ТЕЛА

К. Шмидт-Ниельсен (1987)[48] задается вопросом, какие факторы ограничивают максимальные и минимальные размеры животных на Земле. Односложно ответить на него, вероятно, не сможет никто. Некоторые соображения на этот счет достаточно аргументированы и полезны для анализа поведения животных.

Максимальный размер тела животных в условиях Земли ограничивает сила земного притяжения. Самые крупные обитатели нашей планеты — киты — живут в водной среде. Вода, обладая высокой по сравнению с воздухом плотностью, определенным образом нивелирует влияние сил притяжения. Когда киты выбрасываются на берег, они погибают прежде всего из-за того, что их раздавливает собственный вес.

Есть основания считать, что самые крупные динозавры — брахиозавры и бронтозавры — при живой массе 50–100 т вели полуводный образ жизни. Чисто сухопутные динозавры были мельче (не более 30 т). Палеонтологические исследования показали, что ископаемые гиганты имели скелет большой прочности. Специальные измерения хорошо сохранившихся костей сухопутного Baluchiterium sp. (близкий родственник современных носорогов) говорят о том, что при длине в 140 мм эти кости выдерживали силу сжатия в 280 т. Для 30-тонного животного запас прочности составлял 10-кратную величину. Такой запас прочности костей характерен и для современных животных с меньшей массой тела.

К сожалению, палеонтологи не имеют возможности оценить прочность сухожилий, связок и суставов динозавров в целом. Опыт работы со спортивными лошадьми и тяжеловозами убеждает в том, что при больших физических нагрузках не выдерживают именно эти структуры. Рискнем предположить, что суставной аппарат ископаемых гигантов ограничивал их линейные размеры и массу.

Не исключено, что главным фактором, определявшим гигантские размеры животных эпохи динозавров, было гравитационное поле Земли меньшей по сравнению с современностью силы. По этой причине опорно-двигательный аппарат животных той исторической эпохи испытывал меньшие нагрузки со стороны их собственного тела.

Возможно, что и гибель гигантов, которая произошла на удивление быстро и примерно в одно и то же время на всех континентах, была вызвана резким изменением силы земного тяготения. О причинах изменения гравитации можно только догадываться. Здесь допустимо упоминание о возможной космической катастрофе. В результате встречи Земли с космическим объектом большой массы наша планета могла изменить свою орбиту, скорость вращения относительно своей оси или скорость вращения вокруг Солнца. Один из этих факторов (или несколько одновременно) мог послужить причиной резкого изменения гравитационного поля Земли в сторону его увеличения. Последствием катастрофы было резкое изменение условий жизни на Земле.

[48] *Шмидт-Ниельсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. М., 1982.

Животные гигантских размеров были просто раздавлены существенно возросшим весом собственного тела. В этой катастрофе первыми жертвами стали наземные динозавры. Животные, которые вели водный или полуводный образ жизни, погибли позже в результате катастрофических перемещений воды и изменений климата.

Эксперименты с изменением гравитации показывают, что при ее увеличении возрастает основной обмен. Причина роста очевидна: возрастают усилия, необходимые для поддержания тела в пространстве, для продвижения крови по сосудам. Больше энергии требуется для обслуживания функции пищеварения, дыхания. Увеличивается потребность в кислороде. С увеличением гравитации у животных растет потребность в обменной и продуктивной энергии параллельно с ростом затрат на добывание пищи. При достижении некой критической величины гравитации гигантские размеры ископаемых животных вошли в неразрешимый конфликт с законами физики, что логично закончилось их вымиранием.

Таким образом, у нас есть основания считать, что сила земного притяжения является одной из главных причин ограничения максимальных размеров животных на нашей планете.

Минимальные размеры тела наземных животных определяют другие факторы. Еще в 1930-е гг. американский физиолог Макс Клейбер описал зависимость между размерами тела и интенсивностью метаболизма животных[49]. Сопоставив результаты измерений большого количества животных разных видов в пределах класса млекопитающих (от 0,15 кг до 679 кг) ученый вывел аллометрическое уравнение:

$$P_{\text{обм}} = 73{,}3\text{М}_{\text{т}}^{0{,}74},$$

где $P_{\text{обм}}$ — обменная энергия, ккал/сутки, $\text{М}_{\text{т}}$ — масса тела животного, 0,74 — наклон логарифмической линии.

[49] *Kleiber M.* Body size and metabolism // Hilgardia. 1932. No 6.

Позже уравнение было пересмотрено с использованием дополнительного экспериментального материала и получило следующий вид:

$$P_{\text{обм}} = 70\text{М}_{\text{т}}^{0{,}75}.$$

Надо иметь в виду, что данное уравнение отражает зависимость основного обмена от массы тела приближенно. У млекопитающих массой от 2,4 г до 100 г наклон логарифмической линии равен 0,23. При расширении границ группы за счет включения животных с массой тела до 260 г, наклон линии возрастает до величины 0,42. И только при включении в выборку крупных животных с массой тела до 3800 кг (слоны) наклон линии регрессии достигает величины 0,76.

Относительная интенсивность метаболизма (удельная, ккал/сутки/кг) может быть выражена и другим уравнением регрессии:

$$P_{\text{отн}} = P_{\text{обм}}/\text{М}_{\text{т}} = 70\text{М}_{\text{т}}^{0{,}75}/\text{М}_{\text{т}} = 70\text{М}_{\text{т}}^{0{,}25}.$$

Обследование представителей класса птиц подкрепили расчеты М. Клейбера. В пределах класса от колибри (М = 2 г) до страуса (М = 100 кг) уравнение принимает вид:

$$P_{\text{обм}} = 86{,}4\text{М}_{\text{т}}^{0{,}668}.$$

Для рептилий живой массой от 1 г до 7 кг зависимость интенсивности обмена от массы тела при температуре окружающего воздуха +30°С описывается следующим уравнением:

$$P_{\text{обм}} = 7{,}8\text{М}_{\text{т}}^{0{,}8}.$$

Для рыб подобное уравнение составить не удалось, поскольку их обмен веществ определяется множественным набором факторов: температурой воды, концентрацией кислорода и углекислого газа в воде, pH воды, жесткостью воды, упитанностью самой рыбы, ее физиологическим состоянием, интенсивностью освещения.

Представляется интересной одна деталь. При больших различиях в размере тела животных размер клеток, составляющих ткани животных, примерно одинаков — около 10 мкм. Строение клеток зем-

леройки и строение клеток голубого кита отличается лишь количеством митохондрий. У мелких животных в целом плотность митохондрий в единичной клетке существенно выше по сравнению с крупными животными.

Естественно, что общее количество клеток, составляющих организм крупных животных, многократно превышает количество клеток, из которых состоит тело мелких животных.

Логично было бы ожидать, что метаболическая потребность крупных животных должна возрасти пропорционально их массе. На деле это совсем не так.

Исследования, выполненные на человеке, свидетельствуют, что 2/3 обменной энергии расходуются на обслуживание функций висцеральных органов (сердца, печени, почек), масса которых не превышает 8% от общей массы тела. Мышцы, кожа и прочие органы и ткани, на которые приходится более 90% от общей массы тела, потребляют всего 30% обменной энергии. Одним из факторов экономии обменной энергии крупных животных является то, что у них расход энергии мощными потребителями (сердцем, печенью и почками) ниже, чем у мелких животных (в относительном выражении).

Выдающийся биохимик Г. Кребс изучал интенсивность энергетического обмена внутренних органов у разных видов животных по потреблению кислорода и обнаружил четкую закономерность (табл. 15).

Опыты *in vitro* лишь подтверждают общую закономерность зависимости интенсивности обмена веществ от массы животного. Изучение потребления кислорода срезами внутренних органов мыши и лошади выявило 4-кратную разницу. Однако суммарный удельный метаболизм у этих видов животных, рассчитанный по потреблению кислорода, составляет 14-кратную разницу.

Полное анатомирование всех органов и тканей было выполнено на мыши (живая масса 23 г) и собаке (живая масса 19,1 кг) и показало следующее. В условиях эксперимента у мыши суммарное тканевое дыхание составило 72% от интенсивности основного обмена, у собаки — 105% (A. W. Martin, F. A. Fuhrman, 1955).

Таким образом, можно признать, что *висцеральные органы* действительно *являются главными потребителями метаболической энергии в животном организме.*

Несмотря на большие различия энергетического обмена у животных с разной живой массой, температура тела с ними никак не связана. В пределах класса млекопитающих температура тела животных стабильна и находится в пределах 36–40°С. Даже температура тела тропических и арктических видов не выходит за рамки этого диапазона.

Таблица 15

***In vitro* потребление кислорода срезами внутренних органов разных видов животных (условн. ед.)**

Животные	Масса тела, кг	Мозг	Почки	Печень	Селезенка	Легкие
Мышь	0,021	32,9	46,1	23,1	16,9	12,0
Крыса	0,21	26,3	38,2	17,2	12,7	8,6
Морская свинка	0,51	27,3	31,8	13,0	11,6	8.5
Кролик	1,05	28,2	34,5	11,6	14,2	8,0
Кошка	2,75	26,9	22,7	13,2	8,4	3,9
Собака	15,9	21,2	27,0	11,7	6,6	4,9
Овца	49,0	19,7	27,5	8,5	6,9	5,4
Бык	420,0	17,2	23,5	8,2	4,4	4,3
Лошадь	727,0	15,7	21,5	5,4	4,2	4,4

Возникает вопрос: если интенсивность энергетического обмена связана с массой тела, то каким образом при относительно постоянной температуре тела животные избавляются от избыточной тепловой энергии? Ответ на этот вопрос становится очевидным, если принять во внимание еще одну закономерность, известную, как «правило поверхности».

Еще в конце XIX столетия М. Рубнер рассчитал удельную теплопродукцию (ккал/м^2/сутки) у животных с разной живой массой: от 3 кг до 30 кг. Ученый пришел к заключению, что удельная теплопродукция одинакова у всех животных и составляет 1000–1300 ккал/м^2/сутки. Но относительная поверхность тела тем больше, чем мельче животное.

Для практического определения площади поверхности тела животных с определенной осторожностью можно рекомендовать следующее уравнение:

$$S = k\text{М}_\text{т}^{2/3},$$

где S — площадь поверхности тела, $\text{М}_\text{т}$ — масса тела, k — расчетный коэффициент, который для разных видов животных неодинаков, но укладывается в пределы величин от 9 до 12.

Как следует из таблицы 16, из общего ряда выделяется значение коэффициента k,

Таблица 16

Значение коэффициента *k* для животных разных видов и групп (F. Bendict, 1934)

Животное	*k*	Животное	*k*
Мышь	9,0	Летучая мышь	57,5
Крыса	9,1	Свинья	9,0
Кошка	10,0	Лошадь	10,0
Морская свинка	9,0	Человек	11,0
Кролик	10,5	Птицы	10,0
Собака	10,5	Рыбы	10,0
Овца	8,4	Лягушка	10,2
Еж	7,5	Черепаха	10,0
		Змеи	12,5

принадлежащее ежу и летучей мыши. У ежа форма тела приближается к шару. К тому же у него очень маленькие конечности. Это и есть причина малой относительной площади тела и малого значения коэффициента k у этого животного. Летучая мышь выглядит прямой противоположностью ежа. Поверхность тела у этого животного увеличена за счет складчатых перепонок крыльев, которые имеют хорошую васкуляризацию и, следовательно, высокую теплоотдачу. У летучих мышей значение коэффициента k многократно превышает таковое у других животных и составляет рекордную величину — 57,5.

Чем мельче животное, тем ему сложнее поддерживать постоянную температуру тела из-за возрастающей теплоотдачи с относительно большой поверхности тела. Вероятно, в земных условиях минимально допустимый размер тела соответствует размерам животных с массой 2–3 г. Именно такую массу имеет самое маленькой млекопитающее — землеройка и самая маленькая птица — колибри.

Однако современные исследования доказывают, что не только баланс тепловой энергии определяет минимальный размер тела животных. Существуют и другие ограничители, например газообмен. У млекопитающих обеспечение тканей кислородом осуществляется за счет его транспорта кровью и последующей диффузии кислорода через стенки капилляров в ткани. Для того чтобы ткани были полностью обеспечены кислородом, кровь должна постоянно двигаться по сосудам с определенной скоростью и находиться под постоянным давлением. Движение крови и его давление на стенки сосудов по большей части обеспечивает работа сердца.

У мелких животных (землеройка, колибри) частота сердечных сокращений достигает 1300 в 1 минуту. При такой частоте продолжительность одного сердечного цикла чрезвычайно мала и составляет всего 40–50 мс. Быстрее кровь не может проходить камеры сердца из-за своей высокой

вязкости. Поэтому дальнейшее уменьшение массы тела потребует усиление кровотока для обеспечения роста интенсивности метаболизма. Есть два способа увеличить кровоток: за счет повышения частоты сердечных сокращений (а это уже невозможно) и за счет увеличения ударного (систолического) объема. Последний вариант невозможен без увеличения размеров самого сердца. А увеличение массы сердца возможно лишь при условии пропорционального изменения массы всего тела. Кстати говоря, у землеройки и у колибри масса сердца в 3–4 раза превышает ожидаемую расчетную массу и составляет 1,7% от массы их тела. Для сравнения укажем, что у слона и у мыши масса сердечной мышцы не превышает 0,6% от массы тела. У мелких животных исчерпаны все возможные способы насыщения организма кислородом. Для них характерны чрезвычайно высокая концентрация гемоглобина в крови и кислородная емкость крови. У землеройки уровень гемоглобина в крови составляет 170 г/л. У мелких летучих мышей еще выше — около 250 мг/л.

Таким образом, природа в лице землеройки и колибри исчерпала все свои возможности. Масса тела землеройки и колибри — это предельно малая допустимая в условиях нашей планеты величина.

Многие крупные насекомые — бражники, стрекозы, жуки — в активном состоянии, по существу, являются теплокровными. Перед полетом они своеобразно разогреваются: производят частые холостые движения крыльями, оставаясь на месте до тех пор, пока температура их тела не поднимется до определенной величины. Чаще всего она равна 35–40°С. Их размеры и масса значительно меньше, чем у землеройки и колибри. И тем не менее они хорошо летают. Не противоречит ли данный факт высказанному выше суждению о предельно малых размерах летающих животных? Анализ физиологических особенностей насекомых показывает, что нет. Каким же тогда образом крупные летающие насекомые обеспечивают тепловой баланс и газообмен между тканями и окружающей средой?

Во-первых, *кровь насекомых* не содержит гемоглобина и *не осуществляет переноса газов.* Газообмен между средой и тканями организма идет напрямую через трахейную систему дыхания, т. е. микротрубочки системы дыхания насекомых проникают глубоко в ткани, и диффузия газов происходит в местах контакта микротрубочек с клетками-потребителями кислорода.

Во-вторых, кровь, освободившись от огромного количества эритроцитов, берет на себя другие функции. В частности, *она осуществляет транспорт огромного количества энергетического материала* и продуктов окисления. Концентрация глюкозы в крови насекомых составляет 1–2% против 0,1% у млекопитающих и птиц. У млекопитающих и птиц такая концентрация глюкозы в крови исключена. В противном случае вязкость крови возрастает до величины, которая делает кровь трудно прокачиваемой жидкостью. У насекомых кровь по вязкости не отличается от крови птиц и млекопитающих.

На основании вышеприведенных аргументов можно сделать вывод, что главным ограничителем минимальных размеров тела теплокровных служит газообмен и обслуживающая этот процесс система крови и кровообращения.

7.2. РАЗМЕРЫ ТЕЛА, ПОВЕДЕНИЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ

Причины, ограничивающие продолжительность жизни, до конца не изучены. Существует ряд гипотез, пытающихся объяснить причины ограниченности жизни во времени. Одна из наиболее популярных гипотез такова.

Большинство клеток, составляющих животный организм, делятся. Исключение составляет небольшой ряд, куда входят нейроны, яйцеклетки, часть Т-лимфоцитов. После деления новые (молодые) клетки замещают старые. Однако количество возможных делений ограничено, скажем, пятью десятками. Далее обновление тканей становится невозможным. Это и предопределяет конец жизни. Именно такой ход событий постулирует так называемая *теломерная теория* старения, которую в 1971 г. впервые предложил наш соотечественник А. М. Оловников.

По А. М. Оловникову, в процессе митотического деления соматических клеток репликацию ДНК обеспечивает специфический ферментный комплекс. Образованию каждого нового фрагмента ДНК-реплики предшествует синтез РНК-затравки, которая после завершения процесса репликации разрушается ферментом нуклеазой. Однако после разрушения РНК-затравки ДНК-реплика становится короче материнской спирали именно на величину РНК-затравки. При каждом делении клетки остаются недореплицированными 3′-концы материнских цепей ДНК. Таким образом, каждая репликация молекулы ДНК приводит к образованию укороченной спирали ДНК в составе вновь образованной клетки.

В литературе приводится и несколько иная трактовка проблемы недореплицирования. Копирование спирали ДНК производит фермент ДНК-полимераза, имеющая длинную молекулу с разнесенными по разным концам полипептидной цепи центрами распознавания нуклеотидов и их копирования. В процессе копирования молекула фермента движется по цепи ДНК. Когда же молекула ДНК-полимеразы достигает конечной части цепи ДНК, активный центр копирования не захватывает (и не копирует) кусок ДНК на величину длины молекулы полимеразы. Следовательно, при каждом копировании цепи ДНК копия получается укороченной на величину молекулы ДНК-полимеразы. К концу жизни молекула ДНК укорачивается настолько, что уже теряет способность обеспечивать деление клетки.

В экспериментах на культуре тканей установлено, что при каждом делении клетки длина теломерных последовательностей сокращается на 50–100 нуклеотидов. Всего же в культуре клетки делятся не более 50 раз. Поэтому за весь период существования клетки в культуре ткани фибробластов человека укорочение составляет 2–3 тысячи нуклеотидных последовательностей.

Похожее явление обнаружили и в условиях *in vivo*. Так, при синдроме Дауна происходит ускоренное старение лимфоцитов с укорочением их теломер. Специальные измерения показали, что у больных теломеры лимфоцитов за год укорачиваются на 133 нуклеотида.

Правомерность теломерной теории подтверждается исследованиями хромосомного аппарата половых клеток. Показано, что теломеры сперматозоидов длиннее теломер соматических клеток того же пациента. Причем на протяжении жизни длина теломер половых клеток не меняется.

Эффект Хейфлика. В 1961 г. американский биолог Л. Хейфлик сообщил, что фибробласты человеческого эмбриона (стволовые клетки) не способны делиться бесконечно. В условиях культивирования *in vitro* их пролиферативная активность исчерпывается после 50 пересевов. Другими словами, в культуре тканей фибробласты делятся не более 50 раз. Однако на протяжении их жизни скорость деления не является величиной постоянной. Если весь жизненный цикл фибробластов разбить на 3 фазы, то следует указать, что в последнюю фазу происходит замедление процесса деления.

В то же время фибробласты, полученные от взрослого человека, имели иной лимит делений, который определялся возрастом человека и всегда был значительно меньше 50. Установлено, что с увеличением возраста донора на один год число воз-

можных делений фибробластов, помещенных в условия *in vitro*, уменьшается в среднем на 0,2. Клеточная память о количестве оставшихся потенциальных делений не изменяется при глубоком замораживании фибробластов и размораживании через несколько десятков лет хранения. После размораживания клетки восстанавливали свою митотическую активность и делились столько раз, сколько им оставалось до замораживания.

Анализируя пролиферативную активность стволовых клеток животных разных видов, ученые пришли к выводу о том, что между митотической активностью соматических клеток и продолжительностью жизни животного существует положительная корреляция, т. е. у долгоживущих видов митотический потенциал больше, чем у короткоживущих видов животных.

То, что укорочение теломер действительно ограничивает количество митотических делений соматических клеток, доказывают и современные методы генной инженерии. В серии опытов в состав ДНК клеток вводили ген каталитической субъединицы фермента теломеразы. В результате этой процедуры укорочение теломер приостанавливается. В этом случае пролиферативная активность клеток возрастала на 20 делений.

Укорочение цепи ДНК при каждом клеточном делении вносит ошибки в процесс деления клеток и ошибки в функции клеток. Накопление ошибок предопределяет старение организма.

С возрастом происходит не только укорочение хромосом. В спиралях ДНК происходит накопление дефектов — разрывов, образования двойных связей между тиминовыми основаниями и др. Снижается содержание цитозина в спирали ДНК и усиливается связь ДНК с белками.

С возрастом понижается активность многих ферментных систем, включая и ферменты, функционирующие на хромосомах.

Связь между биологическими факторами, вынесенными в заголовок, очевидна. Однако интимный механизм корреляций размеров тела, поведения и продолжительности жизни не прост и до конца еще непонятен. Логика заключается в том, что организм животного изнашивается в процессе жизни. И чем напряженнее обмен веществ в животном организме, тем быстрее он стареет и погибает.

Можно ожидать, что при прочих равных условиях мелкое животное с более напряженным обменом веществ и энергии более подвижно. У такого животного в течение суток больше времени уходит на добывание и потребление пищи. У него чаще происходит выделение мочи и кала. На протяжении календарного года мелкие животные производят на свет большее число потомков. Мелкоформатность влияет на половое и родительское поведение. Следовательно, поведение мелких и крупных животных имеет существенные различия.

Степень изношенности организма у животных разных видов (размеров) за один и тот же календарный срок может различаться весьма существенно. Так, 3-летний возраст для человека — это возраст раннего детства. Этот же календарный возраст у лошадей соответствует завершению периода физиологического созревания. 3-летняя овчарка — это животное в расцвете сил. Но 3-летний возраст для мыши — это возраст старости, приближающейся смерти. Таким образом, понятия биологического и календарного возраста у мелких и крупных животных сильно расходятся.

К. Шмидт-Ниельсен (1987) делится интересным наблюдением. Оказывается, биологический возраст животного положительно коррелирует с количеством сердечных сокращений. За всю жизнь сердце и мыши (живая масса 30 г), и слона (живая масса 5 т) совершает одно и то же количество сокращений — около 800 млн ударов. Однако сердце мыши производит это количество сокращений за 3 года,

а сердце слона — за 40 лет. Поэтому биологический возраст мыши и слона нагляднее отражает количество сердечных систол, зафиксированных у животных с момента их появления на свет. Необходимо обратить внимание на то, что данный подход к оценке возраста животных с большой натяжкой может быть использован только в пределах одного класса, например при сопоставлении только млекопитающих или только птиц с различной массой тела.

Оценка продолжительности жизни животных в дикой природе крайне сложна. Многие животные гибнут в ранний постнатальный период от болезней. Взрослые животные в расцвете сил погибают от хищников, или природных катаклизмов (засуха, потоп, морозы, ураган, оползень, снежная лавина и пр.), или от деятельности человека (охота, осушение, выжигание территорий).

Выживаемость молоди рыб в природных условиях не превышает 3% от общего количества икринок, отложенных самкой. В классе птиц гибель молодняка составляет 50%. Поэтому средняя продолжительность жизни животных в их естественной среде обитания является весьма абстрактным показателем.

Потенциальную продолжительность жизни представителей какого-то вида животных более объективно характеризуют наблюдения, полученные при их содержании в неволе. В этом случае исключается случайное влияние хищников и природных катаклизмов, а также голода. Данные о продолжительности жизни и живой массе млекопитающих животных разных зоопарков позволили G. A. Sacher[50] установить положительную корреляцию между этими показателями на основе уравнения регрессии:

$$T_l = 11{,}8\text{М}_\text{т}^{0{,}20},$$

где T_l — продолжительность жизни в годах, $\text{М}_\text{т}$ — живая масса, выраженная в кг.

Другие ученые после обследования зоопарковых птиц подтвердили закономерность, рассчитанную G. A. Sacher. Однако у представителей класса птиц уравнение регрессии имеет другой вид:

$$T_l = 28{,}3\text{М}_\text{т}^{0{,}19}.$$

Сопоставление птиц и млекопитающих показало, что при одинаковой массе тела птицы живут дольше (в годах). Коэффициенты 11,8 и 28,3 могут быть сопоставлены, различия между ними оцениваются цифрой 2,5. Тогда получается, что при одинаковой массе птицы должны жить в два с лишним раза дольше.

Попытки сопоставления человека и животных долгое время терпели фиаско. Человек не укладывался в рамки уравнения регрессии для млекопитающих. Не давала результатов и методика сопоставления частоты сердечных сокращений с продолжительностью жизни человека. Это служило основанием еще для одного повода критиковать теорию происхождения человека в условиях Земли.

Однако Sacher нашел объяснение этому несоответствию. Исследователь сопоставил продолжительность жизни животных и человека с уровнем развития головного мозга. Оказалось, что связь «продолжительность жизни–масса головного мозга» — является еще более тесной, чем связь «продолжительность жизни–масса тела».

Так, человек, приматы, китообразные и некоторые птицы (попугаи, врановые) имеют более продолжительную календарную жизнь, чем можно было бы судить по уровню регрессии «продолжительность жизни–масса тела».

Высокоорганизованная психика выступает фактором, который расширяет адаптивные возможности животных и человека и позволяет более полно использовать генетический потенциал продолжительности жизни.

[50] *Sacher G. A.* Relation of lifespan to brain and body weight in mammals // Ciba Foundation Colloquium on Aging. 1959. V. 1. P. 115–141.

7.3. РАЗМЕРЫ ТЕЛА И СКОРОСТЬ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

На первый взгляд, вопрос, вынесенный в заголовок, имеет простой ответ. При равных условиях более крупное животное способно перемещаться быстрее мелких представителей фауны. Так, суетливая мышь за единицу времени покроет меньшее расстояние по сравнению с кашалотом, слоном или хотя бы извечным врагом мышей — кошкой.

С другой стороны, самые высокие скорости движения принадлежат не самым крупным животным. Абсолютным рекордсменом скорости, вероятно, является стриж, который в воздухе на коротких участках развивает скорость до 200 км/час. В водной среде самым быстрым животным считается рыба-меч (150 км/час). На суше максимальную крейсерскую скорость демонстрирует опять же далеко не самое крупное животное — гепард (около 100 км/час). Перемещения животных в разных физических средах имеет свои особенности. Энергия мышечного сокращения в разной степени распределяется на преодоление сил земного притяжения, плотности среды, аэродинамического или гидродинамического сопротивления и само перемещение из точки А в точку В. Так, на суше значительное количество энергии расходуется на преодоление сил гравитации. В водной среде затраты на борьбу с гравитацией снижаются, но возрастает расход энергии на преодоление плотности среды. При полете появляется новая статья затрат энергии — создание подъемной силы. На высоких скоростях сдерживающим фактором выступает аэродинамическое сопротивление. Принимая во внимание специфику энергозатрат у животных в разных средах, неизбежен вывод о том, что скорость движения не может быть использована как объективная характеристика эффективности движения.

Более целесообразно сопоставление показателей относительной скорости локомоций в пределах одной среды, т. е. не в абсолютных показателях, а в расчете на единицу мышечной массы (или единицу линейного промера тела).

Поскольку при движении животного основным потребителем кислорода являются скелетные мышцы, то для решения поставленной задачи представляется целесообразным поискать корреляцию между размером тела животных и потреблением кислорода при локомоциях.

C. R. Taylor[51] исследовал связь между массой тела и потреблением кислорода при движении у птиц и млекопитающих. Ученый пришел к выводу о том, что потребление кислорода возрастает пропорционально росту массы тела в степени 0,81. Более поздние измерения, выполненные на представителях 55 видов животных, позволили более точно сформулировать логарифмическую связь между исследованными показателями. Наклон линии данного уравнения составил величину 0,85.

Выведенное уравнение свидетельствует о том, что мощность мышц нарастает быстрее, чем потребление кислорода мышцами при локомоциях. Автор делает вывод о том, что в выборке животных с 10-кратной разницей в живой массе скорость бега может различаться в 10 раз.

Это результаты математических расчетов. А как выглядит это явление в реальной жизни? Практика подтверждает, что более крупные животные перемещаются с большей скоростью, чем мелкие. С ростом живой массы у животных уменьшается частота шагов ($Ч = М_т^{-0,17}$).

Рассчитано, что длина шага наземных животных пропорциональна массе тела в степени 0,33. Таким образом, скорость движения может быть описана следующими уравнениями:

$$\text{Скорость} = \text{длина шага} \times \text{частота шагов}$$
$$\text{Скорость} = М_т^{0,33} М_т^{-0,17}$$
$$\text{Скорость} = М_т^{0,17}.$$

[51] *Taylor C. R., Heglund N. C., Maloiy G.* Energetics and mechanics of terrestrial locomotion // J. Exp. Biol. 1982. № 97. P. 1–21.

Следовательно, *скорость движения наземных животных растет по мере увеличения живой массы в степени 0,17*.

Локомоции животных ориентированы не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости. Большинство наземных животных совершают вертикальные локомоции, наиболее ярким проявлением которых является прыжок. Прыжок совершается за счет сокращения определенной группы мышц и ориентации вектора движения в направлении, противоположном действию силы гравитации. Выше было показано, что прыжок может представлять собой очень эффективную локомоцию и решать жизненно важные для животного задачи. Анализ прыжковых локомоций разных видов животных полезен для понимания зависимости поведенческих актов от массы тела животного.

Высота прыжка разных видов животных в условиях нашей планеты составляет на удивление константную величину — не более 1 м. Сравнение разных видов животных убеждает в том, что масса тела животных не оказывает существенного влияния на высоту вертикального перемещения (см. табл. 6). У блохи, жука, саранчи и человека высота прыжка с места составляет примерно одну и ту же величину — 30–60 см. В то же время мелкие животные при прыжке развивают ускорение, которое отличается на два порядка от ускорения крупных животных. Скажем, блоха при массе тела 0,5 мг развивает ускорение в 245 g, что в 164 раза больше ускорения человека при прыжке. Однако улететь в заоблачные дали при таком ускорении блохе не дает сопротивление воздуха. У мелкого насекомого 3/4 энергии ускорения уходит на преодоление сопротивления воздушной среды.

Очевиден вывод: масса тела не определяет высоту прыжка, но определяет его скорость. При вертикальном перемещении (прыжок) в отличие от горизонтальных локомоций скорость движения обратно пропорциональна массе тела.

Прыгучесть обезьянки галаго является исключением из этого правила. Это животное вообще некорректно ставить в один ряд с другими наземными животными. Галаго является, по всей видимости, единственным животным на Земле, у которого при массе тела в 200 г масса прыжковых мышц может превышать 10% от массы тела. У других животных масса прыжковых мышц составляет менее 5% от массы тела. Что же касается относительной силы мышц галаго, то она примерно такая же, как у других животных с более скромным прыжком.

Аналогичные закономерности выявлены и у водных животных. Существенным является то, что вода не составляет твердую основу. Однако в воде тело животного поддерживается самой средой. Это определенная выгода. В воздухе животное тратит энергию на создание подъемной силы, которая должна быть несколько больше массы тела. На суше животное преодолевает силу притяжения. Однако сопротивление среды пропорционально квадрату скорости. И этот факт может быть критическим в ограничении скорости движения в воде. Практические измерения свидетельствуют, что более крупное животное (например, в пределах семейства лососевых рыб), развивающее большую суммарную мощность, плавает с более высокой скоростью по сравнению с мелкими особями. Математически связь между массой тела ($М_т$) и потенциальной скоростью (V) перемещения в воде описывает уравнение регрессии:

$$V = kМ_т^{0,17}.$$

У рыб скорость плавания хорошо согласуется и с длиной тела (L):

$$V = 19,5L^{0,50}.$$

Анализ локомоций быстрых пловцов показывает, что для перемещения в воде нужна достаточно большая масса тела (объем мышечной ткани), относительно большая длина тела и обтекаемая форма.

Кроме того, для скоростного перемещения имеют значение и морфофункциональные свойства кожного покрова. Установлено, что скоростные способности дельфинов входят в противоречие с законами гидродинамики, если рассматривать дельфина как физическое тело. Грубая кожа дельфина отличается по своим характеристикам от поверхности абстрактного физического тела. Она имеет на удивление низкое значение коэффициента трения. Дельфин проявляет уникальную способность изменять поверхность своего тела таким образом, что оно (тело) эффективно использует турбулентные потоки. В результате явление турбулентности не сдерживает движение, как это имеет место в случае с неживым предметом в воде, а, наоборот, способствует движению дельфина.

Получается, что в водной среде локомоции животных не ограничиваются размерами их тела. Поэтому самые крупные представители современной фауны являются обитателями именно водной среды.

Перемещения в воздушной среде эффективны только в случае, когда масса животного невелика, но и достаточна для создания мощности, которая расходуется на преодоление аэродинамического сопротивления. Посмотрим на царство животных глазами статистика. Воздушную среду захватили птицы и насекомые. Класс птиц насчитывает не более 9 тысяч видов, из которых многие не способны летать или летают плохо. Высокую скорость полета демонстрируют некрупные птицы. В целом все мелкие птицы и птицы средних размеров летают быстро.

Самая представительная по численности группа царства животных — это членистоногие. Из них 750 млн видов составляют крылатые насекомые (50–75% всего царства животных на Земле). Масса насекомых невелика. Но вариабельность массовых характеристик летающих насекомых сопоставима с вариабельностью массы тела наземных млекопитающих. Диапазон колебаний массы тела насекомых охватывает 6 порядков: от 25 мкг до 25 г.

Законы аэродинамики ограничивают массу тела летающих теплокровных животных коридором от 2 г до 13 кг. Максимальную массу тела имеет африканская дрофа — 13 кг. Но эта птица летает редко и плохо. Самая малая масса тела отмечается у колибри — 2 г. Полет колибри отличается чрезвычайно большими расходами энергии, т. е. также не является наиболее эффективным в сравнении с полетом птиц среднего размера. Предельно малое летающее животное на Земле — оса Encarsia sp. — имеет принципиально отличную от птиц систему обеспечения летательных мышц кислородом (трахейное дыхание). Даже предельно высокая частота мышечных сокращений (400 циклов за 1 с), распространенная у насекомых, у птиц не обеспечила бы должную скорость газообмена в мышцах. Поэтому наиболее эффективный как по скорости, так и по маневренности полет демонстрируют птицы средних размеров.

Таким образом, размеры тела животного можно рассматривать как фактор, лимитирующий локомоции животного и, следовательно, поведение животных в разных средах.

ГЛАВА 8

ЦИКЛИЧНОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Поведение животных на протяжении дня и календарного года подвержено циклическим изменениям. В основе этологической цикличности лежит явление повторяемости биохимических и физиологических процессов. Цикличность характерна и для жизни в целом: появление на свет новых организмов идет параллельно с отмиранием других. Цикличность жизнедеятельности является общебиологическим законом, а потому распространяется на все живые организмы, независимо от их эволюционного положения. Но периоды и причины повторяемости явлений могут быть различными.

В настоящее время насчитывают более 100 физиологических функций, активность которых имеет суточную периодичность. Это деление клеток, изменение активности нервной системы, изменение концентрации гликогена в печени и мышцах, концентрация гормонов в крови, частота сердечных сокращений и дыхания, суточные колебания температуры тела и др. Можно назвать не менее 10 факторов, которые задают ритмичность физиологическим процессам.

Помимо суточных ритмов активности существуют и другие ритмы. Так, половая активность животных повторяется с другой периодичностью: 21 день у коровы, 6 месяцев у кошки и суки, 12 месяцев у волчицы, зайчихи, лисицы, 24 месяца у слонихи.

Можно привести массу примеров сезонных циклов активности животных — миграции и кочевки, линька, смена рационов, летние и зимние спячки и др.

В природе с интервалом в несколько лет изменяется численность популяций животных разных видов (грызуны, лисы, волки, птицы).

Эффективное управление животными (а именно так формулируется приоритетное профессиональное качество специалистов высшей квалификации в области зоотехнии, ветеринарии и прикладной биологии) возможно только с учетом ритмичности физиологических процессов и цикличности поведения животных.

8.1. РАЗНОВИДНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ

Природные ритмы рассматриваются как последствия космических явлений: активности Солнца, вращения Земли вокруг Солнца, влияния Луны, а также звезд и других космических тел. В зависимости от того, какое космическое тело задает ритм явления, выделяют солнечные сутки, лунные сутки и звездные сутки.

Продолжительность солнечных суток составляют 24 земных часа. Цикличность оценивается по наступлению дня и ночи. Лунные сутки короче, чем солнечные, и составляют 23,5 часа. Доказательством их существования служат морские приливы и отливы. Суточные солнечные и лунные рит-

мы взаимодействуют друг с другом и образуют новую цикличность жизненных процессов с интервалом повторения в 29,5 земных суток. Последний цикл известен как «синодический» ритм (месяц). Синодический ритм синхронизирован с фазами Луны. Его границы приходятся на полнолуние (максимум активности) и новолуние (минимум активности).

Полный оборот движения вокруг Земли Луна делает за 29,5 земных суток. Но биологические последствия имеют и другие, более короткие циклы, связанные с вращением Луны.

Мировой океан на своей поверхности имеет 4 заметных утолщения (горба) водной массы. Одно из них формируется под действием сил притяжения Луны. Второй горб на океанической поверхности возникает в прямо противоположной точке Земли, но его происхождение пока не изучено. Менее выраженные утолщения водной оболочки зарегистрированы еще в двух оппозитно расположенных районах Земли. Их происхождение ученые связывают с влиянием Солнца. Эти огромные скопления воды оказывают сильнейшее влияние на биосферу нашей планеты. В отдельные моменты Луна и Солнце выстраиваются в одну линию с одной или двух сторон относительно Земли. Последствием этих космических перемен является так называемый «сизигийный прилив». Он представляет собой результат суммарного влияния на океан Солнца, Луны и Земли. В остальных районах Земли водная оболочка, естественно, утончается. Там фиксируют сильнейшие отливы. В зонах приливов и отливов биологическая жизнь подвергается серьезным испытаниям.

Важным фактором цикличности жизни выступают и лунные приливы и отливы. Вращение Земли относительно своей оси обгоняет движение массы воды в течение суток. Волны лунных приливов следуют за Луной в одном направлении. Солнечные «горбы» имеют скорость движения, равную скорости вращения Земли, т. е. они относительно Земли стоят на месте на стороне Земли, обращенной к Солнцу, и на противоположной стороне.

Описанные перемещения воды оказывают прямое физическое влияние на всех жителей океана и на все живое приливно-отливной зоны и вынуждают животных синхронизировать свою жизнь с фазами Луны.

Прямая зависимость физиологических процессов от фаз Луны прослеживается у примитивно организованных животных. Так, многие жители приливно-отливной зоны (черви, членистоногие и даже рыбы) в период отлива закапываются в песок, а во время прилива выходят в воду. Ряд многощетинковых червей размножаются только в полнолуние. Такую же привязанность к полнолунию и новолунию демонстрируют многие крабы, морские ежи, моллюски и некоторые комары.

У более высокоорганизованных животных также выявлена цикличность поведения в связи с фазами Луны. Однако эта связь внешне не выглядит столь очевидной, как у червей и других примитивных существ. Для сельди, комара Clunio sp., личинок европейского угря полнолуние служит сигналом для начала размножения (икрометания) или миграций. Такие животные не испытывают на себе прямого физического воздействия со стороны Луны, как это бывает с обитателями приливно-отливной зоны. Они используют полнолуние как внешний стимул для стимуляции эндокринно-паракриновой секреции, которая, в свою очередь, активизирует ту или иную функцию. Однако механизм влияния Луны в данном случае остается неясным. Непогода и низкая облачность (отсутствие Луны в зрительном поле) не может изменить цикличность поведения этих животных.

Известные еще древним пятна на Солнце представляют собой результат повышенной активности звезды с выбросом энергии в космическое пространство. Древние связывали образование пятен на Солнце с гневом богов и наказанием человечества. Солнце является источником ритмического

излучения, которое достигает Земли и вызывает возмущение магнитного поля нашей планеты. Возникающие так называемые магнитные бури изменяют характеристики ионосферы и атмосферы Земли с последующим воздействием на биосферу. Многолетние исследования показали, что солнечная активность изменяется с периодом в 11 лет.

Ученые обнаружили связь солнечной активности с цикличностью жизни на Земле. Это проявляется в периодических засухах, потопах, колебаниях урожайности культурных растений. Б. Мур (1886) установил зависимость повторяемости эпидемий на Земле с появлением пятен на Солнце. А. Л. Чижевский в 1930-е гг. подтвердил, что последствиями изменения солнечной активности (появление пятен) в Европе были эпидемии чумы, вспышки роста численности крыс, массовое размножение вредителей растений, голод.

Современная медицина признает, что повышение солнечной активности провоцирует обострение хронических заболеваний у человека. Люди испытывают общее недомогание, головную боль, повышенную нервную возбудимость или депрессивное состояние, пониженную работоспособность. В дни магнитных бурь на 25–30% возрастает количество случаев инфаркта миокарда, инсультов как результат повышения свертываемости крови и образования спазмов коронарных сосудов. Л. И. Куприянов (1976) приводит официальную статистику, которая свидетельствует о росте числа автомобильных катастроф в Японии в дни высокой солнечной активности.

Солнечная активность отражается и на состоянии дикой природы. Поскольку с Солнцем связан фотосинтез, то изменение солнечной активности приводит к изменению роста и развития растений. Кроме того, активность Солнца изменяет и гидрологический режим (таяние снега в горах, полноводность рек, дожди), что также отражается на росте и развитии растительного покрова. Цикличность флоры напрямую определяет цикличность жизнедеятельности и численности консументов не только 1-го, но и 2-го и 3-го порядков.

Приближение и удаление Земли от Солнца является причиной смены времен года, следовательно, изменения условий жизни и питания животных. Отсюда происходит ритмичная миграционная деятельность насекомых, рыб, птиц, млекопитающих. Перелетные и кочующие птицы покидают места высиживания птенцов не столько из-за холодов, сколько по причине недоступности кормовых ресурсов в зимнее время. Правда, не всегда продолжительные миграции оправданы поисками кормовой базы. Так, нерестовые миграции рыб имеют иную мотивацию. Горбуша уходит на нерест из морских районов, богатых пищей, в реки, где она вообще перестает питаться. Тем не менее ритмичность нерестового поведения рыбы задается сменой времени года.

Воспроизводительная активность птиц и млекопитающих также имеет привязанность к активности Солнца (времени года). Эта зависимость прослеживается даже у домашних животных, у которых процесс доместификации наложил отпечаток на ритмику полового поведения, миграционную активность, пищевое поведение и обмен веществ. Тем не менее в промышленном птицеводстве фактор света используется для стимуляции яйценоскости (овогенеза). Максимальную яичную продуктивность от птицы получают при искусственном круглогодичном освещении птичника в течение 12–14 часов в сутки.

Домашние животные (лошадь, собака, свинья, кошка) превратились в полицикличных животных, хотя их дикие предки являлись моноцикличными животными или животными с половым сезоном, т. е. их половая цикличность задавалась солнечной активностью. Однако не все одомашненные виды утратили эту зависимость от Солнца. Так, овцы и козы приходят в состояние половой охоты преимущественно в конце осени — начале зимы, так что время окота у них синхронизируется с наступлением весны, т. е. появление на свет молод-

няка приурочено ко времени появления зеленой травы и наступлению положительных среднесуточных температур. Последнее обстоятельство актуально для выживания новорожденных в дикой природе, но теряет смысл для домашних овец и коз.

У некоторых домашних кошек и сук как наследство от диких предков имеет место моноцикличность половой активности. При этом эструс у самок проявляется в зимне-весенний период. Следовательно, появление на свет молодняка приходится на начало теплого сезона.

Помимо суточных, сезонных и годовых циклов в природе отмечены и циклы с иной периодичностью. Так, известен 27-суточный цикл. Именно за этот промежуток времени Солнце обращается вокруг своей оси. Чаще всего эта цикличность сопровождается появлением на Земле магнитных бурь с вытекающими отсюда последствиями для флоры и фауны.

У Солнца обнаружен и 6-месячный цикл активности. Он определяется тем, что наибольшее количество взрывов на Солнце происходит два раза в год: в марте–апреле и в сентябре–октябре. Доказана также 11-летняя, 22-летняя, вековая (80–90 лет) и 600–800-летняя периодичность активизации Солнца. С такой периодичностью на Земле происходят глобальные, порой катастрофичные перемены климата, погоды, сейсмической активности и, в конечном счете, биологической жизни.

Таким образом, космические причины ритмичности жизни в земных условиях очевидны. Для животных организмов космические влияния выступают в качестве весьма значимых стимулов внешней среды. Эти стимулы воспринимаются животными прямо или косвенно, суммируются и синхронизируются некоторыми внутренними механизмами. В результате как суточные, так и сезонные ритмы жизни неточно следуют за 24-часовой, 6-месячной или годовой цикличностью.

Биологические ритмы разнообразнее космических. Некоторые из биологических циклов по своей длительности и повторяемости соответствуют геофизическим циклам, а другие имеют свою собственную периодичность. В связи с этим выделяют *адаптивные биологические ритмы* (суточные, приливно-отливные, сезонные, годовые) со своими специфическими изменениями морфологического, биохимического, физиологического и этологического характера у животных.

Короткие циклы носят название *функциональных ритмов жизнедеятельности*. Они обеспечивают непрерывность жизнедеятельности организма. Сюда относятся: спонтанная электрическая активность мозга, активность проводящей системы сердца, ритмичность перистальтики, ритмичность дыхания. Кроме того, к группе функциональных ритмов можно отнести и ритмы активности отдельных клеток, а также ритмичность молекулярных процессов.

Как правило, функциональные ритмы зависят от адаптивных ритмов. Например, ритмичность работы сердца, желудочно-кишечного тракта, эндокринной и нервной систем корректируется суточными ритмами. Ночью частота сердечных сокращений и частота дыхания ниже, чем днем. Спонтанная ритмическая электрическая активность спинного мозга и ретикулярной формации ствола головного мозга максимальна в светлое время суток.

Биологические ритмы животного организма в разной мере зависят от внешних условий. По этой причине ритмы жизнедеятельности делят на экзогенные и эндогенные. Первые полностью зависят от изменений внешней среды (например, биохимические процессы). Эндогенные ритмы протекают при строго фиксированных постоянных условиях (физиологическая норма). Сюда можно отнести такие ритмы, как ритм пульса, частоты дыхания или колебания величины кровяного давления. Важным признаком эндогенных ритмов является их привязанность к суточным ритмам. Этот тип биологических ритмов принято называть *биологическими часами*.

8.2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСЫ

Изучая ритмы физических и химических явлений организма, исследователи пришли к заключению, что все живые организмы имеют некий внутренний временно́й синхронизатор, или пейсмейкер, который получил общее название «биологические часы».

То, что у человека и животных имеется чувство времени, не требует доказательств. Еще Аристотель в IV в. до н. э. описал данное качество. Способность привязывать биологически значимые действия к определенному времени суток замечена у пчел, птиц и всех домашних животных. Любому крестьянину была известна способность коров приходить на дойку в установленное время. Гуси, индейки, куры, овцы, козы просыпаются, а вечером в определенное время возвращаются домой. Домашние собаки и кошки с точностью до минут знают время, когда их кормят и выводят на прогулку.

Биологические часы имеются и у растений. Большое количество растений синхронизируют свою активность с определенным временем суток. Так, в начале–середине лета цикорий «просыпается» раньше других — в 4.00, одуванчик — в 6.00, белая кувшинка, картофель, колокольчик открывают свои цветки в 7.00. Есть растения, которые «спят» долго и распускаются в середине дня: кислица — в 10.00, торица еще позже — в 11.00.

Закрываются цветки разных видов растений тоже в разное, но строго определенное время. Например, осот закрывает свои цветки уже в полдень, картофель и одуванчик — к 14.00, кульбаба и маки — в 15.00. В 16.00 засыпает календула, в 17.00 — ястребинка, в 20.00 — шиповник.

Подобную пунктуальность проявляют и ночные растения. Энотера и душистый табак раскрываются в 20.00. В 21.00 распускается горицвет.

Точно работают биологические часы и у птиц. Каждый деревенский петух поет свою песню несколько раз за ночь в строго фиксированные часы. Интересно, что вторая песня всех петухов звучит в районе 2.00. Дикие птицы в летнее время также имеют свой строгий временно́й режим. Так, жаворонки начинают петь очень рано — примерно в 2.00. Кукушка, иволга подают первый голос в 3 часа утра. Первые полеты у скворцов и трясогузок приурочены к 4.00. Домовый воробей в июне–июле просыпается позже всех, но в одно и то же время — около 6 часов утра.

Вероятно, *биологические часы не имеют прямой зависимости от смены дня и ночи*. Доказательством этого утверждения служит цикличность поведения животных за полярным кругом в период полярного (24-часового) дня и ночи. Полярные птицы в летнее время, когда солнце не садится за горизонт, имеют максимум активности в строго определенные часы суток: в 14–15 часов и 22–23 часа. Несмотря на одинаковую круглосуточную освещенность, у птиц тем не менее наблюдается четкое чередование сна и бодрствования. Причем сон приурочен к строго определенному времени суток. Циклы поведения животных, привязанные к суточному ритму, принято называть *циркадными ритмами*, что происходит от латинского circa diem (около дня).

У домашних животных пробуждение совпадает с рассветом. Но у них легко вырабатываются условные рефлексы на время. Так, городские собаки, живущие с людьми, синхронизируют свое пробуждение с пробуждением людей. И в этом отношении активация поведения собаки является более надежным инструментом по сравнению с будильником. Собака никогда не проспит и вовремя разбудит хозяина.

В сельской местности домашние животные также прилежно выполняют функцию живого будильника. Корова начинает беспокоиться и тревожно мычать, если хозяйка не выходит ее доить в установленное время. Свиньи, утки и гуси начинают истошно кричать, когда задерживают их утреннее кормление.

Да и у человека чувство времени развито очень сильно. Многие люди устанавливают будильник на определенное время, но самостоятельно пробуждаются за несколько секунд до звонка. В строго определенное вечернее время у человека появляется сонливость. Причем человек обладает способностью перестраивать установки своих биологических часов. Многие люди, изменяя свой режим, легко перепрограммируют время пробуждения и просыпаются без посторонней помощи.

У человека обнаружено более 100 биологических ритмов, которые синхронизируются внутренним пейсмейкером.

Наличие биологических часов у человека в изящном эксперименте подтвердил один из классиков ритмобиологии американец J. Aschoff. Студентов-добровольцев поместили в специальные условия. Обычную квартиру переоборудовали так, что в нее не проникали никакие стимулы из внешнего мира (свет, звук, запахи). У испытуемых не было часов или каких бы то ни было иных источников временно́й информации. В условиях такой изоляции от внешнего мира студентам предлагалось самим организовывать свой ритм жизни: спать, просыпаться, есть, штудировать конспекты и т. д. Таким образом, их жизненный ритм мог задаваться только внутренними потребностями.

На основании наблюдений за поведением студентов с учетом результатов круглосуточных инструментальных измерений различных аспектов их физиологии (температура тела, диурез, режим питания, ритм сна и бодрствования) была рассчитана цикличность жизнедеятельности испытуемых. Суточный ритм активности студентов оказался равным 25 часам, т. е. их внутренние биологические часы «спешили» на 1 час в сутки.

Наблюдения за белкой-летягой показали, что внутренние часы могут отставать (рис. 80).

Наблюдения за белкой-летягой проводили в лабораторных условиях. В природе белка-летяга ведет ночной образ жизни. Она проявляет активность только с наступлением сумерек и на рассвете прекращает активные действия.

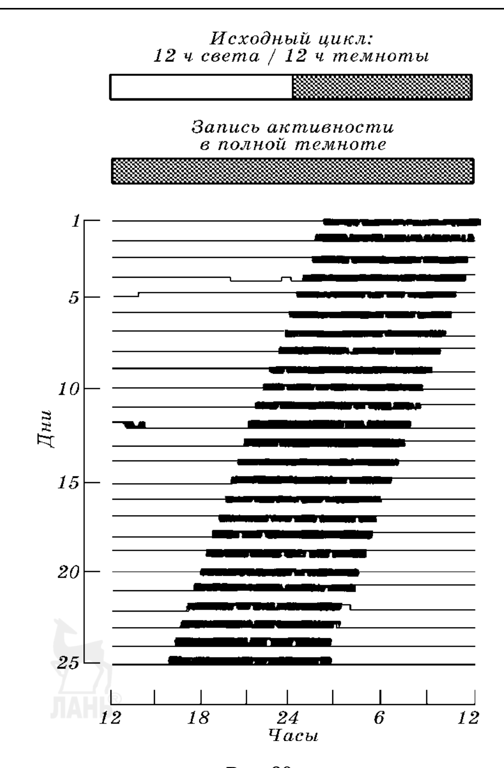


Рис. 80
Изменения в активности белки-летяги в условиях круглосуточной темноты

В лаборатории создавали полное круглосуточное затемнение на протяжении почти месяца. Активность белки оценивали по времени ее спонтанного движения в колесе. В предварительный период режим освещения в лаборатории составлял: 12 часов освещение, 12 часов темнота. При этом активность белки всегда приурочивалась к темному периоду. Однако в условиях 24-часовой темноты животное продолжало чередовать цикл активности и отдыха с регулярностью, характерной для нормального светового дня. Но длительность цикла у белки составляла не 24 часа, а на час меньше — 23 часа. Каждые последующие сутки белка-летяга начинала активное движение в колесе на 1 час раньше, т. е. ее биологические часы «отставали» на 1 час.

Другие исследования показали, что внутренний суточный ритм человека находится под влиянием интенсивности и продолжительности внешнего освещения. В условиях яркого освещения (1500 лк) сутки человека сокращаются до 19 часов. При слабом освещении жизненного пространства суточный ритм человека изменяется до 26,6 часа.

В одном уникальном эксперименте человек был изолирован от внешнего мира и оставался под землей в течение 205 дней. Оказалось, что пик активности человека в условиях изоляции синхронизирован со светлым временем суток на поверхности. В отдельные периоды эксперимента происходила временная десинхронизация суточных ритмов. При этом человек испытывал недомогание, похожее на то, что люди переживают при трансконтинентальных перелетах (мед. десинхроз). Десинхроз, по данным медицинских экспертов, продолжается у большинства людей от 2 суток до 2 недель. Десинхроз является причиной снижения результативности спортсменов при смене часовых поясов.

ВНУТРЕННИЙ МЕХАНИЗМ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЧАСОВ

Исследования показали, что ритмичность физиологических процессов имеет несколько организационных уровней: от клеточного до организменного. Ритмичность работы характерна для каждой клетки животного организма. Однако остается неясным, как происходит синхронизация работы всех клеток и каков механизм управления биологическими часами целостного организма. Работы английского биолога Ж. Харкер (1960) подтолкнули специалистов в области биоритмологии на поиск органов, ответственных за функцию биологических часов. Ей удалось обнаружить морфологическую структуру биологических часов, по крайней мере, у одного вида животных. Расчленяя тело таракана, она доказала, что функцию биологических часов у этого животного выполняет подглоточный ганглий. Из этого ганглия Ж. Харкер выделила четыре нейрона, обладающих спонтанной нейросекреторной активностью. Их удаление десинхронизирует физиологические процессы на уровне целостного организма. Пересадка интактного ганглия восстанавливала работу биологических часов таракана.

Окончательно доказали роль подглоточного ганглия как биологического эндогенного водителя ритма опыты с перекрестной пересадкой нервных клеток от английского таракана таракану новозеландскому и наоборот. Новозеландский таракан с ганглием от английского насекомого у себя дома ломал свой привычный ритм и начинал жить по лондонскому времени.

К сожалению, таракан — это единственное животное, у которого удалось найти анатомический субстрат внутренних биологических часов. У других видов животных разного уровня организации попытки найти единый центр времени потерпели неудачу. У растений вообще нет центральных органов биологических часов. А у животных их может быть несколько. Одна из популярных концепций допускает существование, по крайней мере, трех типов биологических часов: центральных, гомеостатических и периферических. На роль центральных часов претендует промежуточный мозг и ретикулярная формация ствола. Гомеостатические часы связаны с гипоталамусом. Они реализуют свой синхронизирующий эффект на обмен веществ через гипофиз и периферические железы внутренней секреции. Периферические часы располагаются в различных органах и клетках и не зависят от центрального механизма времени.

Однако имеются основания для того, чтобы говорить о наличии центра управления самими биологическими часами. Тот факт, что удаление больших полушарий головного мозга не нарушает ритма сна и бодрствования, суточной динамики гормональной секреции и других ритмов организма, свидетельствует о том, что этот центр располагается за пределами больших

полушарий мозга. Гомеостаз регулируется вегетативной нервной системой. Поэтому гипоталамус обоснованно называют высшим вегетативным центром. Эксперименты показывают, что он же выполняет функцию и гомеостатических часов. Через гипофиз гипоталамус задает ритм работы всем гомеостатирующим механизмам. Гипоталамус получает информацию от периферических органов поддержания гомеостаза по каналам обратной связи. Обратную афферентацию гипоталамус отслеживает через собственный рецепторный механизм. Так, хорошо изучена цикличность секреции катехоламинов — быстрых регуляторов гомеостаза. Уровень адреналина и кортикоидов в крови колеблется циклически параллельно изменениям активности гипоталамуса. Периферические часы проявляют относительную функциональную самостоятельность и не связаны ни с центральными, ни с гомеостатическими водителями ритма. Исследователи предлагают на роль центрального органа периферических часов надпочечники. Мозговой слой надпочечников при очевидной зависимости от гипоталамуса обладает собственной ритмичностью секреции катехоламинов. Несмотря на то, что в основе всех биологических ритмов лежат космические явления, биологические часы животного организма ведут отсчет времени в формате абсолютного времени. По крайней мере сегодня нет доказательств влияния Солнца, Луны или иных космических тел на внутренний отсчет времени в животном организме. Опыты, проведенные на животных (белки-летяги, хомяки, мыши), показали, что в лабораторных условиях физиологические ритмы можно сместить за счет внешних факторов. Так, манипулируя световым режимом, удается увеличить или укоротить суточные ритмы ночных животных. Но в условиях 24-часовой темноты у животных восстанавливается природный 24-часовой ритм активности, т. е. внутренний ритмовод у животных отмеряет абсолютное время. Подобные результаты получены и для человеческого организма. За счет изменения интенсивности и продолжительности освещения у человека можно изменить ритмику активности с 24-часовой до 21-часовой или 28-часовой периодики. Однако при длительном пребывании людей под землей и в условиях полярной ночи внутренние биологические часы начинают отсчитывать абсолютное время, привязанное к 24-часовому циклу. Хотя известно, что биологические часы человека всегда немного спешат. Представление о том, что биологические часы основываются на одиночных реакциях на определенный космический стимул, ломается наблюдениями за ритмичностью жизненных процессов в условиях строгой изоляции животного и человека.

Среди биоритмологов популярна «концепция цепных реакций». Дело в том, что физико-химические процессы на уровне отдельной клетки носят колебательный характер. Отдельные параметры изменяются в строго фиксированных пределах. Приближение параметра к крайнему значению автоматически запускает механизм противоположного смысла. Подобным образом происходит репликация ДНК, синтез белка, деление клетки, окислительное фосфорилирование, колебания мембранного потенциала или изменения температуры протоплазмы.

ПРИРОДА БИОЛОГИЧЕСКИХ ЧАСОВ

Вся история изучения явления биологических часов связана с поисками ответа на данный вопрос. Существуют самые разные подходы к его решению: морфологический, физиологический, биохимический, физический. Сторонники этих подходов располагают достаточно убедительными аргументами в свою пользу.

Физическая природа. В природе внутриклеточные часы отсчитывают время независимо от физических факторов среды. Так, у растений отсчет времени производится круглый год: и зимой, и летом. На работу внутренних часов не влияет ни температура, ни влажность, ни освещение. То же самое относится и к животным. В период

зимней (летней) спячки или в процессе оцепенения животные не утрачивают чувства времени. Исследования, выполненные на молекулярном уровне, свидетельствуют о том, что циклические изменения макромолекул не зависят от температуры.

Химическая природа. Существует убедительная доказательная база того, что ритм биологических часов задают биохимические процессы. Ряд биохимических параметров клетки изменяется циклично независимо от температуры среды и прочих факторов. Это относится к работе митохондрий, где перенос электронов имеет суточный ритм, и изменения температуры на этот ритм влияют мало. Другим примером служит ритмическая электрическая активность нервных клеток проводящей системы сердца, интрамуральных нервных образований желудочно-кишечного тракта, мотонейронов спинного мозга или гигантоклеточных образований продолговатого мозга. В основе возникновения всех перечисленных потенциалов лежит ритмичность физико-химических процессов — изменения проницаемости клеточной мембраны, транспорт ионов натрия и калия, де- и реполяризация мембраны клетки.

Анализируя причины повторяемости биохимических процессов в живой клетке, американский биохимик С. Хендрикс (1963) обнаружил четыре типа реакций, которые составляют основу биохимических часов.

1. Ритмичность процесса (его скорость) зависит от активности и количества фермента.

2. Ритмичность процесса (скорость) зависит от наличия и отсутствия субстрата.

3. Ритм процесса диктует цикличность образования рибосомальной ДНК и, в конечном счете, синтез белка-фермента.

4. Ритм процесса навязывает цикличность синтеза (или выброса в кровь) гормона, причастного к данной биохимической реакции.

Отечественные биохимики А. Н. Бах и Д. А. Собинин предложили свою концепцию биологических часов, в основу которой положили неизбежную цикличность метаболизма нуклеиновых кислот. Период от начала экспрессии гена до завершения синтеза закодированного геном белка

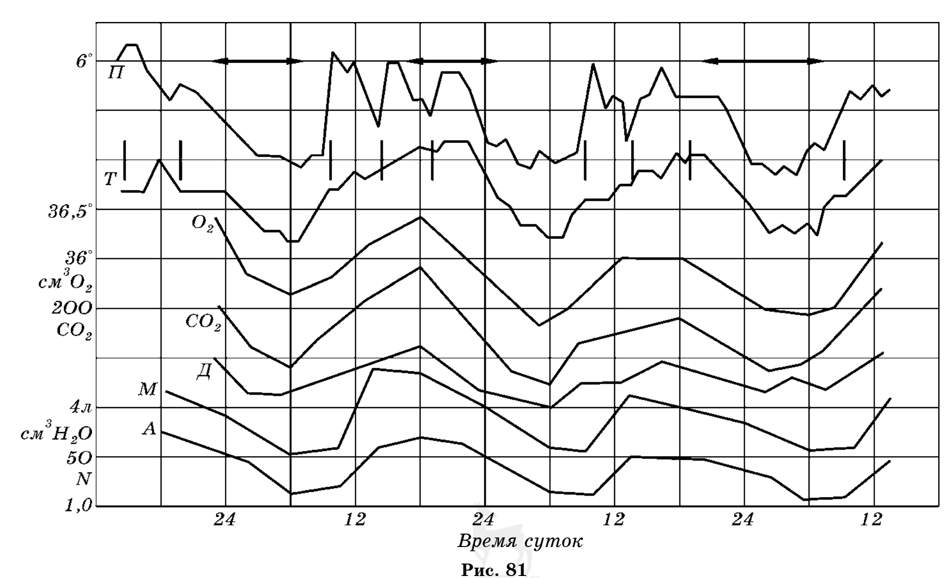


Рис. 81

Ритмы физиологических и биохимических показателей у человека на протяжении суток (температуры тела, потребления O_2, выделения CO_2, интенсивности диуреза, содержания азота в моче):

Двойные стрелки — время сна, вертикальные черточки — принятие пищи.

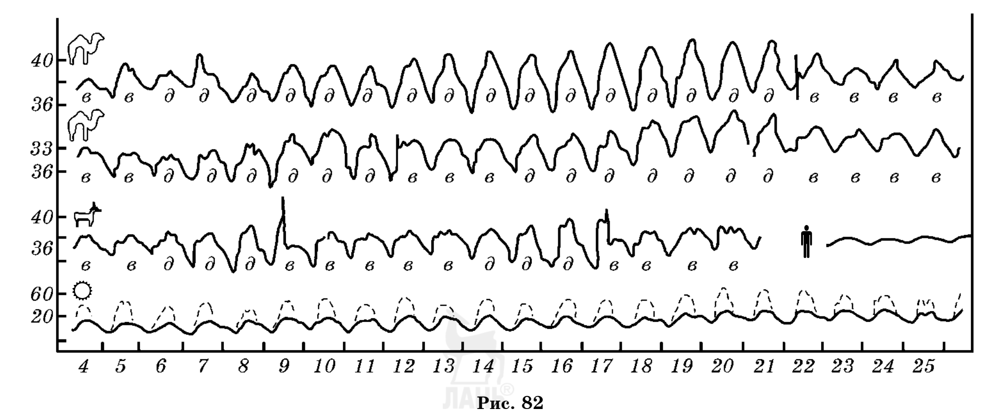


Рис. 82

Суточные колебания температуры тела при разном питьевом режиме у верблюда, осла и человека в пустыне (по А. Д. Слониму, 1971)

требует определенного времени. Этот совокупный процесс биосинтеза белка может служить клетке своеобразным метрономом. Новый цикл экспрессии гена не начинается до тех пор, пока не завершится процесс, предшествующий ему.

Суточная цикличность многих биохимических и физиологических процессов подкрепляет эту гипотезу. На рис. 81 показана суточная цикличность ряда процессов у человека.

У человека большинство функций в темное время суток, т. е. во время сна, понижают свою активность. Это относится к таким характеристикам основного обмена, как потребление кислорода, диурез, катаболизм белков. Цикличность вегетативных функций человека даже в экстремальных условиях сохраняется и мало чем отличается от суточной цикличности животных. На рис. 82 представлена суточная цикличность температуры тела верблюда, осла и человека в пустыне при дефиците воды (*д*) и при постоянной доступности воды (*в*).

Суточная ритмичность изменений температуры тела у человека очевидна, хотя амплитуда колебаний показателя не столь выражена по сравнению с адаптированными к жизни в пустыне животными. Однако работа биологических часов подтверждается даже в таких экстремальных условиях под постоянным давлением температурного фактора и фактора дефицита воды.

Таким образом, наличие разных концепций со своей доказательной базой лишь подчеркивает сложность и многоуровневый характер явления автоматии цикличности жизненных процессов животного организма. Природа биологических часов все еще остается загадочным явлением.

8.3. РИТМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ И В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В своей природной среде обитания жизнь животных подчинена строгому ритму. Однако ритмичность поведения и факторы, определяющие повторяемость одних и тех же действий животного в дикой природе, не всегда очевидны. Любой биоценоз представляет собой сложную биологическую систему, в которой на любой организм прямо или косвенно воздействуют и космические явления, исторически сложившиеся геологические, гидрологические, погодные, социальные и другие факторы. Поэтому выясняя детали цикличности поведения животных, зачастую невозможно избежать некоторого ограничения их свободы.

Содержание животных в контролируемых условиях дает возможность объяснить причины ритмичности поведения животных на воле. Лаборатория позволяет

моделировать параметры факторов внешней и внутренней среды, которые причастны к циклическим изменениям жизненной активности животных.

Однако объективный анализ цикличности поведения требует наблюдений за животными в естественной среде. Все-таки поведение животных в неволе меняется: неволя как явление выступает самостоятельным фактором, отражающимся на поведении животных. Так или иначе, но современные представления по данному вопросу дают основания для выделения ряда факторов, оказывающих влияние на ритмичность поведения как на воле, так и в искусственных условиях содержания животных.

Влияние социальных факторов. Наблюдения за стадными животными свидетельствуют о том, что в пределах одного вида имеет место явление *социальной синхронизации* поведения. Это облегчает управление большими группами животных на практике (стада крупного рогатого скота, отары овец, табуны лошадей и др.). Пастухи умело пользуются этой особенностью поведения животных в группе. Чаще всего достаточно оказывать влияние на вожака или небольшую группу животных в составе многочисленного стада, чтобы управлять всем стадом.

В лабораторных условиях показано, что ритмы искусственно изолированных грызунов не совпадают. Такие животные спят и бодрствуют в разное время. В разное время у них наблюдали активизацию пищевого поведения, груминг, поисковую активность. После того, как полевок ссаживали в одну клетку, ритмы активности животных синхронизировались.

Ритмы активности слепых мышей поддавались социальной синхронизации только тогда, когда грызунов содержали в составе группы зрячих животных. Это наблюдение подчеркивает особое значение зрительной афферентации в работе биологических часов млекопитающих.

У бобров ритмичность поведения зависит от количества животных в колонии. Так, ритмы активности животных в зимнее время (в постройках) были десинхронизированы, когда размер колонии сокращался до 2–5 голов. В более многочисленных зимних ассоциациях животных имела место синхронизация поведения в условиях полной темноты.

У многих видов животных наблюдается синхронизация половой активности под влиянием социального фактора. Например, у грызунов (мыши, крысы) запах самца синхронизирует эстральный цикл у самок. Синхронизация половой активности имеет место у сук, кошек, свиней, коров при групповом содержании.

У волка половая цикличность самок находится под давлением социального фактора. В больших стаях только самка-вожак (альфа-особь) приходит в состояние половой охоты ежегодно. У субдоминантных самок овуляция и половая активность повторяются с более протяженным интервалом. Но у волчиц-одиночек течка и соответствующее поведение проявляются ежегодно.

Высказывается мнение о том, что ритмы активности передаются от матери детенышам (крысы, обезьяны). Однако на детенышей большее влияние оказывают внешние факторы, нейтрализующие материнское влияние.

В литературе приводятся доказательства *межвидового социального влияния* на ритмику поведения. Так, дикий кабан в природных безопасных условиях является дневным животным. В непосредственной близости от жилья человека кабан имеет пик активности в темное время. Подобным образом меняется активность лисы. В московском парке Сокольники лисы активизируются (появляются около мусорных ящиков) в сумерках и в ночное время, когда отдыхающие покидают парк. Близость человека делает ночными животными и таких грызунов, как мыши и крысы.

Влияние времени года. Сезонные изменения поведения животных проявляются очень ярко. К весне приурочено половое поведение рыб, птиц и родительское

поведение у млекопитающих. На осень приходится миграционная активность. Из факторов среды, определяющих сезонность поведения животных, наибольшее значение имеют фотопериод, температура окружающей среды, доступность пищи.

В низких широтах, например в поясе экватора, освещенность и температура остаются неизменными на протяжении всего года. Тем не менее и здесь отмечают сезонную цикличность поведения животных. В этих условиях действуют другие физические факторы: количество осадков, доступность кормовых ресурсов, социальное влияние мигрирующих животных.

Хорошо изучена сезонная активность стадных животных тропического пояса — антилоп, слонов. Они уходят из районов, где пересыхают источники воды и выгорают пастбища. Эти животными мигрируют по определенным маршрутам. За копытными животными перемещаются и хищники — гиены, шакалы. Похожую с тропическими животными сезонную активность поведения демонстрируют и жители заполярья. Сезонные перемещения северного оленя вынуждают и волка совершать сезонные миграции. В тундре циклично происходят перемещения многих животных. Хорошо изучены миграции леммингов и сопровождающих их песцов, лисиц.

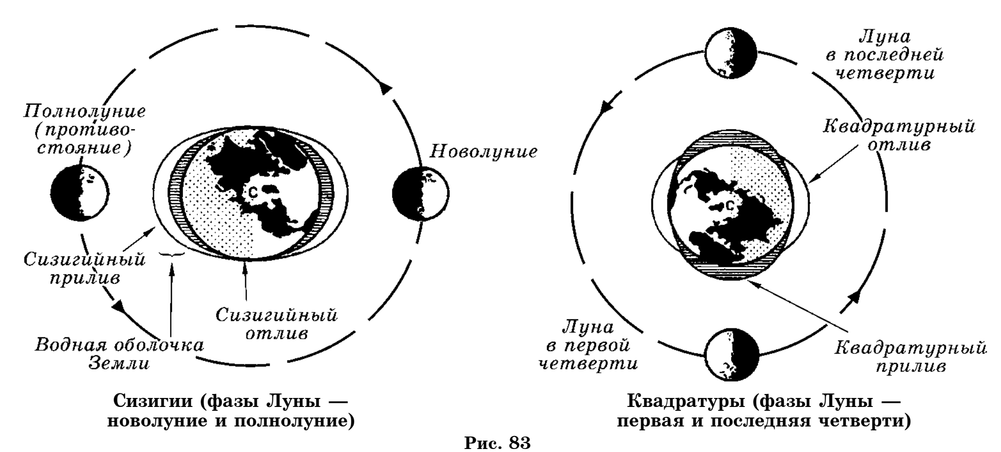
К разряду циклических, связанных с сезоном, следует отнести и такие явления, как зимняя спячка у бурого медведя и грызунов (сурков, сусликов, хомяков).

Влияние Луны. Наиболее зависимы от цикличного влияния Луны животные приливно-отливной зоны (рис. 83). Приливы и отливы океанической массы воды резко изменяют среду обитания животных этой зоны. Прямое влияние спутника Земли на цикличность поведения животных проявляется нечасто. Если такое имеет место, то оно реализуется через лунный свет у ночных животных.

Ночные животные (полевки, летучие мыши, бражники и др.) реагируют на яркий лунный свет. Причем ответная реакция животных может быть прямо противоположной. Так, у полевок и летучих мышей яркий лунный свет угнетает активность. Ночная обезьянка Aotus sp., домашние кошки, наоборот, при яркой Луне усиливают свою активность.

Известны виды животных, которые связывают свою ночную активность не с яркостью лунного света, а с фазами луны. Например, кенгуровые крысы Dipodomus spectabilis и D. nitratoides проявляют повышенную активность в новолуние, а наименьшую — в полнолуние.

Привязанность к фазам Луны обнаружили у ряда летучих мышей. Так, представители вида Artibeus jamaicensis демонстрируют повышенную пищевую активность в начале ночи в определенный период



Сизигии (фазы Луны — новолуние и полнолуние)

Квадратуры (фазы Луны — первая и последняя четверти)

Рис. 83
Схема, иллюстрирующая происхождение сизигийных и квадратурных приливов и отливов

лунного месяца, а именно, в интервале от последней до первой четверти лунного цикла. В другую половину лунного месяца (первая–последняя четверти) животные вылетают на кормежку перед рассветом. Крыланы синхронизируют свою активность с фазами лунного месяца даже тогда, когда небо покрыто плотным слоем облаков и Луны на небе не видно. Исследователи поведения летучих мышей склонны считать, что у некоторых видов этой группы млекопитающих существуют «лунные часы».

В то же время специалисты доказали, что многие представители рукокрылых и наземных грызунов ориентируются на интенсивность лунного света. Это подтверждают и лабораторные опыты на летучих мышах, кенгуровых крысах, ночных обезьянах, рыбах и ночных бабочках.

Смена дня и ночи. Циркадный ритм активности характерен для всех без исключения видов животных. Наиболее ярко суточная динамика поведенческой активности выражена у представителей класса млекопитающих (обезьяны, человек) и в классе птиц, прежде всего у воробьиных птиц. Причем эта этологическая особенность выявлена как у дневных видов, так и у ночных.

Поведенческие проявления фиксируются по двигательной (мышечной) активности, которую обслуживают вегетативные процессы. Поэтому можно ожидать, что циркадные ритмы активности характерны не только для опорно-двигательного аппарата, но и для работы вегетативных органов. Среди вегетативных реакций на свет выделяется температура тела. У человека суточные колебания температуры тела составляют 1°C, у обезьян — 5°C, а у летучих мышей — до 10°C. У человека и животных описана и суточная динамика изменений в работе сердца, артериального давления крови, частоты дыхания, интенсивности диуреза, а также суточная динамика в изменениях состава мочи и крови.

Смена дня и ночи может задавать ритмичность поведения в достаточно сложной форме. Так, в мелких водоемах отмечается цикличность поведения рачков дафний на протяжении суток. Фотосинтетическая деятельность водных растений приводит к дневному повышению концентрации кислорода. Поэтому у дафний наблюдается движение в сторону зеленой растительности, вокруг которой создаются более благоприятные кислородные условия. В темное время дафнии подходят к поверхности воды в поисках более насыщенных кислородом слоев. Ночью у поверхности воды кислорода больше по причине его прямой диффузии из атмосферного воздуха. Суточная цикличность поведения рачков показана на рис. 84.

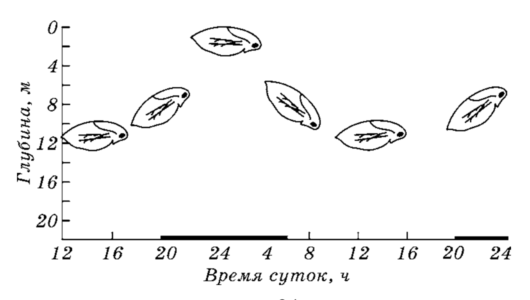


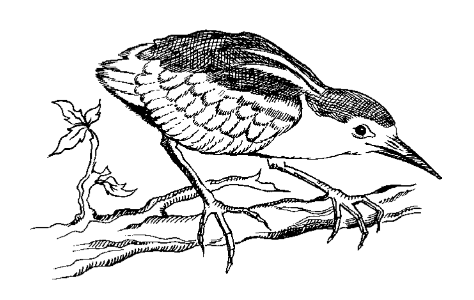
Рис. 84
Суточные циклы вертикальных передвижений дафнии

Однако у многих видов животных, ведущих преимущественно дневной образ жизни, смена дня и ночи не оказывает заметного влияния на поведение и на вегетативные функции (собака, лошадь). У грызунов (крысы, мыши) на фоне очевидной циркадности поведения (двигательной активности) ученые не обнаруживают цикличности в деятельности вегетативных органов.

Очевидно, что *цикличность поведения имеет адаптивную природу и задается самыми разными факторами среды от космических тел до колебаний численности кормовых организмов и неизбежной цикличности биохимических и электрических явлений внутри самого организма.* Циркадные ритмы обслуживаются разными рецепторными аппаратами животного организма.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЛИЧНОГО ОПЫТА ЖИВОТНЫХ





ГЛАВА 9

ВРОЖДЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Термин «врожденное поведение» изначально нуждается в уточнении.

По поводу деления поведения на врожденное и приобретенное существует ряд возражений. Очень известный и авторитетный исследователь поведения животных Р. Хайнд (1975) выступает категорически против противопоставления разных форм активности животных по принципу «врожденное–приобретенное». Поэтому в его многостраничной монографии «Поведение животных» нет заголовков с такими названиями. С другой стороны, еще более известный мировой общественности и не менее уважаемый ученый, лауреат Нобелевской премии К. Лоренц с большой легкостью оперирует этими понятиями в своих публикациях. И первый, и второй ученый подводят убедительную доказательную базу под свою позицию.

Р. Хайнд заявляет, что «любое проявление реакции зависит и от природы организма, и от условий». Поэтому альтернативный подход к проблеме можно считать несостоятельным.

К. Лоренц под приобретенным поведением имеет в виду поведенческие реакции с элементами научения. Но под научением понимает любое вызванное действием среды обитания изменение механизмов, определяющих поведение.

Однако данный спор относится к этологической методологии и терминологии. Гениальный К. Лоренц, конечно же, не отрицает влияния среды на развитие поведения как в процессе филогенеза, так и на протяжении индивидуального развития. Он апеллирует к врожденному и приобретенному поведению как к единицам поведения. И это вполне логичный подход, когда возникает необходимость классифицировать поведение животных.

Р. Хайнд приводит массу примеров генетически детерминированных стереотипов поведения. По большому счету, он не соглашается лишь с представлением поведения как процесса прямолинейного развития, идущего либо от гена, либо сформированного под влиянием среды обитания. Но так вопрос никто и не ставит. Он предлагает разграничивать последствия созревания организма (и поведения) и последствия личного опыта (стимуляцию среды обитания). Однако на современном этапе развития этологии это тяжелый подход, поскольку предполагает глубокое знание внутренних побудительных мотивов поведения, т. е. раздела зоопсихологии, который находится в самом начале своего развития.

Поэтому, относясь с большим уважением к позиции Р. Хайнда, мы, тем не менее, вынуждены принять сторону К. Лоренца и использовать отвергаемую Р. Хайндом терминологию. «Врожденное поведение» и «приобретенное поведение» мы ни

в коем случае не оппозиционируем с точки зрения влияния на развитие поведения факторов среды обитания. Мы исходим из того, что как врожденные, так и приобретенные формы поведения формируются с участием внешних факторов.

9.1. РЕФЛЕКСЫ И ИНСТИНКТЫ, КИНЕЗЫ И ТАКСИСЫ

Когда речь заходит о врожденных формах поведения животных, прежде всего возникают ассоциации с рефлекторными ответами на действие раздражителей и инстинктивными (без видимой внешней провокации) действиями животных. Кроме того, при более внимательном изучении генетически детерминированных поведенческих проявлений можно отыскать и такие, которые не относятся ни к категории рефлексов, ни к категории инстинктов. Это *кинезы* и *таксисы*.

Долгое время даже поведение человека трактовалось как комбинация инстинктов и рациональной мысли. На рубеже XIX–XX вв. З. Фрейд обосновывал все поведение человека двумя группами инстинктов (энергий): инстинктов созидательных (самосохранение + продолжение рода) и инстинктов разрушительных (агрессия, уничтожение и смерть). Однако эти представления не имели научного обоснования, поскольку в то время еще отсутствовала строгая экспериментальная база как в психологии, так и в зарождавшейся этологии.

Научное определение инстинкту, возможно, первым попытался дать Ч. Дарвин. Он определил *инстинкт* как *совокупность сложных рефлексов (поведенческих актов), которые могут наследоваться и, следовательно, эволюционировать*. До этого примерно такое же определение инстинкта приводил Рене Декарт (XVII в.). Но по Декарту, объединяющим началом рефлексов являлся Бог, т. е. его толкование инстинкта не было научно обосновано.

В XX в. в отношении инстинкта господствовали представления классиков этологии К. Лоренца и Н. Тинбергена. К. Лоренц определил инстинкт как *комплекс фиксированных действий, мотивированных единой биологической задачей (драйвом)*. Н. Тинберген показал, что эти фиксированные действия (рефлексы) организованы по иерархическому принципу. В соответствии с этими представлениями один тип активности (например, размножение) будет вызывать ряд подчиненных поведенческих актов (ритуальное ухаживание + родительское поведение).

Такой взгляд на природу инстинктивного поведения животных разделяли многие ученые — сторонники школы К. Лоренца. Однако у классика всегда находились убежденные оппоненты. В настоящее время представления классиков этологии на природу инстинкта оспариваются по двум причинам: во-первых, накоплен большой фактический материал в доказательство сильного влияния среды на развитие инстинкта в раннем онтогенезе и, во-вторых, экспериментально доказано, что не существует «драйва» как энергии специфического свойства. В настоящее время получила распространение *теория мотивационного состояния*. Под мотивационным состоянием понимается физиологическое и перцептивное состояние определенных структур центральной нервной системы, возникающее под влиянием внешних и внутренних стимулов.

Эксперименты показывают, что мотивационное состояние (скажем, пищевая активность животного) определяется не только физиологическим состоянием животного вследствие изменения констант гомеостаза, но и факторами внешней среды. Так, рыбы активно поедают корм при сильном голоде и при слабом внешнем стимуле. Но они так же активны и при слабом голоде, но при наличии сильного пищевого раздражителя.

То же относится и к инстинкту размножения. У гуппи яркость окраски самца

(высокий уровень половых гормонов в крови) и размер брюшка самки (наличие зрелых яйцеклеток) являются решающими факторами, определяющими половую активность самца. Ярко окрашенный самец активно преследует самку с небольшим брюшком. Однако бледный самец также преследует самку, но только с большим брюшком.

Сегодня понятно, что инстинкт является видовым признаком и формируется на основе комплекса фиксированных действий (рефлексов). Однако запускается инстинкт определенным раздражителем, влияние которого может иметь характер отсроченной реакции. Для обозначения механизма, запускающего инстинкт, К. Лоренц и Н. Тинберген предложили специальный термин — *врожденный пусковой механизм*. Таким образом, исследователи настаивают на том, что рефлекс и инстинкт — явления разные как с точки зрения внешнего проявления ответов животного, так и с точки зрения пусковых механизмов поведенческих актов. Инстинктивное поведение адаптивно, поскольку естественный отбор влияет на него, как на любой другой наследственно детерминированный признак.

Врожденный пусковой механизм. Инстинктивная реакция животного на внешние факторы избирательна. Порою только один специфический раздражитель может запустить инстинкт. Центральная нервная система фильтрует огромное количество афферентных сигналов и находит именно тот, который имеет наибольшее биологическое значение в конкретной ситуации. Этот сложный механизм фильтрации и узнавания сигнального раздражителя и называют врожденным пусковым механизмом. Скажем, в брачный период у самца трехиглой колюшки брюшко приобретает ярко-красную окраску. Красное брюшко служит сигналом для нападения другого самца на своей территории, т. е. выполняет функцию «релизера» инстинкта.

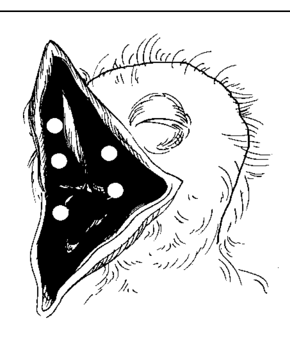


Рис. 85
Ротовая полость птенца большой синицы с белыми пятнами на слизистой как пусковой механизм инстинкта кормления

С другой стороны, в литературе приводится масса примеров, в которых инстинктивное поведение провоцируется несколькими раздражителями разной модальности (например, половое поведение самца лягушки весной).

У представителей класса птиц ритуализация поведения доведена до гротеска. И самые яркие примеры символизации поведения можно видеть именно у птиц. У них много морфологических и поведенческих проявлений, выполняющих функцию пусковых механизмов врожденного поведения. Так, самку большой синицы побуждает к инстинктивному кормлению птенцов открытая ротовая полость птенца с белыми точками на нёбе (рис. 85).

У других видов врожденный пусковой механизм предполагает узнавание двух и более внешних стимулов.

Так, птенцы чаек распознают родителей по двум признакам: длинному клюву и красному пятну на нем. Причем уровень информативности этих двух факторов (релизеров) неодинаков. Красный цвет для птенца более значим, чем форма клюва.

На рис. 86 длина заштрихованной полоски отражает интенсивность реакции птенца на предъявляемую модель клюва. Н. Тинберген обнаружил, что для птенцов первостепенное значение имеет цвет предмета, а во вторую очередь его форма. На рис. 86*а* показаны реакции птенцов на модель клюва с разным цветом пятна на нем. Наибольшую значимость в этом эксперименте имел естественный рисунок клюва: красное пятно на желтом фоне. Наименьший интерес вызывал клюв желтого цвета

без пятна. Однако наибольшую реактивность со стороны птенцов наблюдали в случае, когда весь клюв был окрашен в красный цвет (рис. 86*б*).

Кормящие самки крысы распознают своих детенышей по внешнему виду, голосу и запаху. Крысы, лишенные в эксперименте одного из трех чувств, испытывают большие трудности в распознавании собственных детенышей.

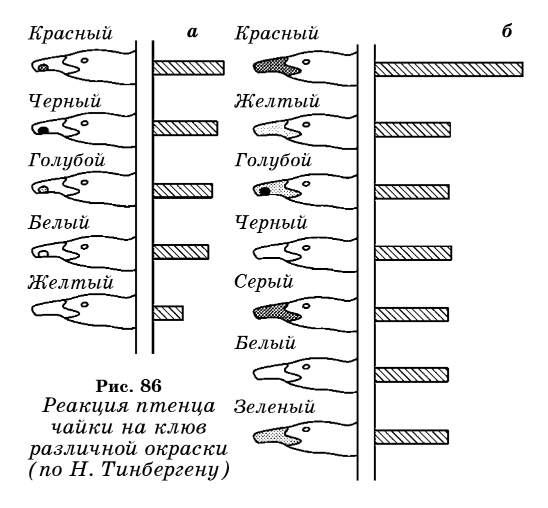


Рис. 86
Реакция птенца чайки на клюв различной окраски (по Н. Тинбергену)

К. Лоренц, работая над проблемой врожденного пускового механизма и индивидуального узнавания, описал одно интересное наблюдение у древесной цапли кваквы. Когда самка приближается к гнезду с птенцами, она отвешивает поклоны, в результате чего птенцы видят на черном фоне верхней части головы белые перья, входящие в состав эгретки (рис. 87) и узнают своих родителей.

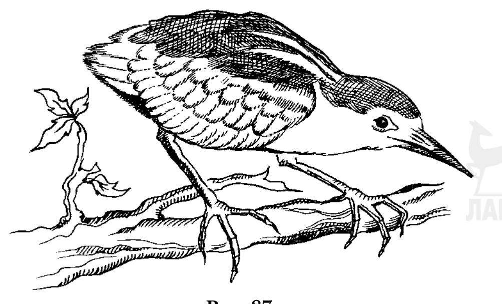


Рис. 87
Эгретки на голове кваквы с функцией релизеров пищевого поведения птенцов

Совершенно случайно К. Лоренц сделал интересное открытие. Для того чтобы лучше видеть сцену встречи матери и птенцов кваквы, ученый взобрался на дерево. Взрослая кваква его заметила и испугалась. Приближаясь с опаской к гнезду, она не стала кланяться и демонстрировать белые перья эгреток. Последствия обескуражили К. Лоренца: птенцы агрессивно набросились на приблизившуюся к ним мать как на врага. Оказалось, что птенцы кваквы распознают своих родителей только после того, как последние совершат определенные ритуальные действия (поклоны) и предъявят врожденно узнаваемые детали оперения — белые перья в составе эгреток.

Название «врожденный» применительно к данному явлению не совсем точно отражает его суть. Дело в том, что отбор и узнавание биологически значимого раздражителя зачастую находится под влиянием среды. Другими словами, узнавание может быть результатом научения. Поэтому термин «врожденный» в данном случае не следует понимать прямо. Избирательность в поиске раздражителей может быть как врожденной, так и приобретенной. Так, голодная жаба, которую долгое время кормили только дождевыми червями, некоторое время будет набрасываться на всякие предметы, имеющие внешнее сходство с дождевым червем (сучок, проволока), хотя узнавание объектов питания имеет врожденную основу. Если же жабу предварительно кормили пауками, то она будет реагировать на все предметы, имеющие сходство с пауком (пучок мха, муравей) и остается долгое время голодной в окружении дождевых червей, но в отсутствии пауков.

Тем не менее термин «врожденный пусковой механизм» удобен для пользования при изучении инстинктивного поведения и рефлексов, поскольку позволяет дистанцировать эти понятия.

В чем же тогда заключаются принципиальные различия между инстинктом и рефлексом?

1. Инстинкт запускается раздражителями различной модальности (химическими, механическими, термическими, биологическими). Рефлекс проявляется в ответ на действие одного стимула определенной модальности адекватной природы.

2. Инстинкт запускается стимулом только при наличии у животного мотивации поведения данного типа, т. е. на фоне эмоционально окрашенной потребности.

3. Инстинктивное поведение может возникнуть без воздействия на организм животного видимых сиюминутно внешних стимулов (игры молодняка, холостые действия, поиск полового партнера, миграции). Рефлекс возникает только в ответ на предъявление адекватного раздражителя пороговой силы.

Сигнальный раздражитель применительно к инстинктивному поведению выступает в качестве направляющего действия стимула, тогда как при рефлекторном ответе раздражитель имеет пусковое высвобождающее влияние. Кроме того, на реализацию генетически запрограммированного инстинктивного поведения животных существенное влияние оказывает среда. Скажем, такое чисто инстинктивное явление, как импринтинг, может иметь различный конечный результат в разных условиях инкубации яиц и выращивания птенцов. Если утенок импринтируется на наседку, а цыпленок на утку, то последующие инстинкты молодняка будут до такой степени изменены, что потеряют всякий биологический смысл. При половом созревании селезни и петушки не будут узнавать самок своего вида. Молодые селезни будут ухаживать и пытаться спариться с курами, а петушки с утками.

В обобщенном виде инстинкту можно дать следующее определение.

***Инстинкт** — это комплекс иерархически соподчиненных фиксированных двигательных актов, свойственных организму данного вида животных, реализация которых зависит от функционального состояния животного (наличия потребности) и от состояния среды обитания.*

***Рефлекс** — простой фиксированный ответ на действие адекватного раздражителя пороговой силы, опосредованный через центральную нервную систему.*

Инстинкт и рефлекс могут иметь одно и то же внешнее проявление: и в первом, и во втором случае животное выполняет одинаковые видотипичные движения. Различия кроются в части биологической задачи, преследуемой данным поведенческим актом, а также в части сигнальных раздражителей и мотивации (или их отсутствия) поведения.

В качестве примера приведем два случая внешне одинакового поведения собаки. Кобель после 12-часового заточения в квартире на улице сразу же освобождается от мочи. Та же собака, но после продолжительной прогулки вновь выполняет фиксированные действия в виде мочеиспускания — поднимает заднюю ногу и выпускает (пытается выпустить) мочу. Однако между этими двумя актами мочеиспускания существует большая разница. В первом случае имеет место рефлекторный акт. Безусловным раздражителем здесь выступает переполняющая мочевой пузырь жидкость. Раздражение баро- и тензорецепторов мочевого пузыря возбуждает центр мочеиспускания крестцово-поясничной зоны спинного мозга, который по эфферентным путям посылает сигналы гладкомышечным структурам мочевого пузыря, вследствие чего и происходит удаление мочи.

Во втором случае акт мочеиспускания есть инстинкт, а не рефлекс. После прогулки мочевой пузырь собаки пуст. Безусловный раздражитель мочевого пузыря (давление мочи на его стенки) отсутствует. Сигнальным раздражителем, запускающим акт мочеиспускания, здесь выступает пахучая метка на видном предмете, оставленная другой собакой. Она может быть оставлена как кобелем (маркировка территории), так и сукой (информация о ее

системе размножения). Поэтому попытка мочеиспускания нашего кобеля при пустом мочевом пузыре имеет сложную внутреннюю мотивировку и при внешней идентичности акту мочеиспускания решает совершенно иную биологическую задачу.

Поведение животного наравне с его физиологией является частью общей функции животного организма. Для удобства изучения разные проявления жизнедеятельности животного физиологи и этологи классифицируют на несколько групп (функциональных систем, инстинктов), в которые попадают и элементы поведения. При таком взгляде на функции животного организма просматриваются следующие группы функциональных систем или инстинктов:

- метаболические инстинкты (обеспечение кислородом, терморегуляция, осморегуляция);
- инстинкты питания (добывание и потребление пищи и воды);
- инстинкты размножения (половое и родительское поведение);
- инстинкты самосохранения (избегание физической и химической опасности, хищников).

Однако поведение довольно часто выходит за пределы одной функциональной системы, что еще раз подчеркивает условность деления жизненных проявлений животного организма на отдельные категории. Например, исследовательское поведение и выяснение социальных взаимоотношений в группе может затрагивать все перечисленные выше функциональные системы. На самом деле организм функционирует как единое целое и в данном примере для решения важной биологической задачи объединяет ряд стереотипичных (рефлекторных или инстинктивных) действий и приобретенный жизненный опыт.

Врожденные формы поведения (кинезы, таксисы, рефлексы и инстинкты) изменяются как в процессе онтогенеза, так и по ходу эволюционного развития видов.

У. Крэг (1918) обратил внимание на то, что многие животные ищут ситуации, необходимые для проявления инстинкта (поиск мест гнездования, миграции к водопою, поиск пищи). Крэг назвал эти проявления поискового поведения животных *аппетентным поведением*, а состояние животного — *состоянием аппетенции*. Позже А. А. Ухтомский развил идею Крэга и заменил термин «аппетенция» на термин «доминанта». Доминанта развивается в результате изменения констант внутренней среды. Относительная стабильность внутренней среды организма является обязательным условием протекания всех биохимических процессов в клетках, тканях и органах животного. Изменение констант внутренней среды (температуры, давления, химического состава) приводит к тому, что в центральной нервной системе возникает очаг повышенного возбуждения, который приобретает статус приоритетного нервного центра, т. е. доминирующего очага, подчиняющего себе другие нервные центры. Возникновение доминанты субъективно оценивается организмом как состояние повышенного дискомфорта, от которого животное стремится избавиться любыми способами. Устранение дискомфорта чаще всего возможно только через определенный поведенческий акт (поиск пищи и насыщение, поиск воды и удовлетворение жажды).

В ряде ситуаций доминанта развивается не как метаболическое явление, а как дискомфорт вследствие перевозбуждения нервных центров под влиянием афферентного потока большой силы или высокой концентрации гормонов в организме. Так, на фоне высокой концентрации в крови животных половых гормонов развивается половая доминанта. При длительном зрительном и акустическом восприятии одного петуха другим у них нарастает ненависть друг к другу и формируется доминанта агрессии. Близость волка приводит к формированию доминанты страха у овцы. Во всех перечисленных случаях

доминанта гасится только в результате определенных поведенческих реакций (половой акт, драка петухов, элиминация источника страха).

Для спинного мозга низших позвоночных и ствола мозга высших позвоночных характерна спонтанная электрическая активность некоторых клеток или групп клеток. Примером такой спонтанной активности служат маутнеровские клетки в составе продолговатого мозга. Их аксоны уходят к мотонейронам, обслуживающим определенные группы мышц, сокращения которых приводят к возникновению определенных фиксированных действий.

Произвольно возникающая электрическая импульсация синхронизирована с космическими ритмами (Солнца, Луны, Земли). Она регулирует ритмику вегетативных процессов, т. е. выполняет функцию внутренних биологических часов. Этот механизм причастен и к регулированию цикличности поведения. Самозапускающиеся внутренние колебательные процессы обеспечивают циркадную, месячную и сезонную цикличность проявления врожденных поведенческих актов.

Функциональная специфичность разных групп нейронов в центральной нервной системе объясняет разнообразие «самозапускающихся» инстинктов. У голубя за счет искусственной электростимуляции тех или иных групп нейронов промежуточного мозга можно получить широкую гамму фиксированных поведенческих действий — от гнездостроения до страха.

У курицы в стволе головного мозга выявлен ряд зон, электрическая активация которых высвобождает строго фиксированные действия птицы. Причем изменением характеристик тока (сила, частота) при раздражении одной и той же зоны добиваются смены поведения от легкого беспокойства до панического страха, бегства и взлета.

Исследователи инстинктивного поведения животных выделяют две фазы в его развитии. Ориентировочная реакция и исследовательское поведение составляют пластичную фазу. В этой фазе инстинкт изменяется за счет личного опыта индивидуума. Ориентировочно-исследовательская деятельность животного является «лабораторией выработки условных рефлексов».

Завершающая часть поведенческого акта представляет ригидную фазу инстинкта. Эта часть стереотипична (одинакова у всех представителей вида или популяции) и состоит из фиксированных и соподчиненных действий животного. Приобретенные компоненты на этой фазе редки. Их появление обусловливается только возникающими морфофункциональными изменениями под влиянием среды. Завершающая фаза инстинкта действительно генетически детерминирована.

В генетической памяти хранятся самые ценные для вида поведенческие акты. Генетика как бы защищает от случайностей внешней среды полезные стереотипы, от наличия которых зависит биологическая жизнь.

Собаки часто пытаются «закопать» пищу на бетонном или деревянном полу. Подобные действия высших позвоночных нельзя отнести к врожденным рефлексам. Их называют *таксисами*. Таксисы запускаются ключевыми раздражителями на фоне определенного физиологического состояния животного.

Таксисы как простые стереотипичные движения чаще наблюдаются у низкоорганизованных животных. Они обеспечивают пространственную ориентацию двигательной активности в сторону благоприятных условий среды (положительные таксисы) или противоположно от опасных или малозначимых факторов (отрицательные таксисы). Таксисы делят по характеру внешних факторов на термо-, хемо-, гидро-, окси-, геотаксисы.

У высокоорганизованных животных роль таксисов как самостоятельных единиц поведения не столь значима, как, скажем у простейших или молоди рыб. Одна-

ко они входят в качестве подчиненных элементов в цепочки сложных инстинктивных актов. Так, у новорожденного щенка положительный термотаксис является начальным звеном в сложном пищевом поведении. У копытных (ягнята, козлята) в первые 3 дня жизни наблюдается отрицательный светотаксис, т. е. новорожденные стремятся укрыться в затемненном месте.

Таксисы входят в состав поисковой фазы поведенческого акта. Однако и завершающая фаза поведенческого акта может включать таксис наравне с инстинктивными действиями.

Кинезы представляют простейшие движения, которые происходят без ориентации тела животного относительно направления действия стимула. В случае с кинезом раздражитель вызывает изменение или скорости движения, или частоты поворотов при движении. Так, активность личинки миноги (пескоройки) снижается по мере возрастания освещенности. Снижается и активность мокрицы при возрастании влажности. Изменение скорости движения животного под влиянием изменения силы раздражителя называют *ортокинезом*.

Если внешняя стимуляция приводит к изменению частоты поворотов при движении, то говорят о *клинокинезе*. Классическим объектом изучения кинезов и таксисов служит планария. Этот водный червь обладает отрицательным фототаксисом, т. е. стремится уйти из освещенного участка. Но его движения при этом не прямолинейны. Они представляются хаотичными, с большим количеством поворотов, т. е. являют собой пример кинезов. Но, поскольку свет стимулирует изменение направления движения планарии, то в более темных участках ее активность снижается, т. е. попадание в темный участок водоема у планарий носит чисто вероятностный характер. Однако такая простая локомоция обеспечивает этим примитивным животным возможность уйти от неблагоприятного фактора — света.

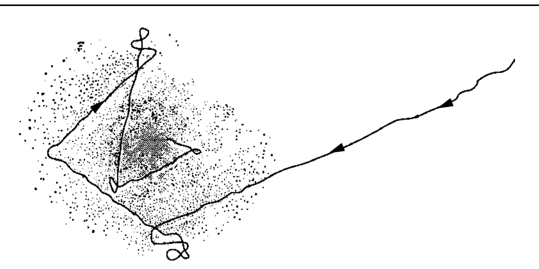


Рис. 88
Путь движения вши в зону максимального благоприятствования

Кинезы лежат в основе ориентации и человеческой вши. Ее движения состоят их ряда кинезов, которые запускаются термическим и химическим стимулами, а также влажностью среды. Чем слабее раздражители, тем более активный клинокинез демонстрирует вошь. При нарастании силы хотя бы одного из трех раздражителей вошь делает меньше поворотов. В конце концов ее локомоция становится прямолинейной. В зоне максимальной силы раздражителей всех трех модальностей срабатывает отрицательный ортокинез, т. е. вошь останавливается, когда попадает в наиболее благоприятное для нее место (рис. 88).

Таким образом, даже столь примитивные локомоции, как кинезы, позволяют животным решать биологически важные задачи.

9.2. ИЗМЕНЕНИЕ ВРОЖДЕННЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗА

Сравнительный анализ поведения животных был заложен Ч. Дарвином. Выдвинутая им теория эволюционного происхождения видов привела и самого автора, и его последователей к мысли об *эволюционном развитии поведения*. Вполне логичным выглядит предположение о том, что если в процессе эволюции совершенствовалось строение тела животных и его функции, то аналогичным изменениям должно было подвергнуться и поведение животных.

Сложные формы поведения следует рассматривать как эволюционное преимущество. Чем сложнее поведение животного, тем более вероятна его адаптация к изменившимся условиям жизни. И чем ниже адаптивные возможности животного (включая поведение), тем вероятнее исчезновение вида на одном из этапов развития жизни на Земле.

Естественный отбор оперирует физическими признаками, на базе которых формируется поведение. Утрата крыльев у некоторых видов птиц (киви, дрофа), конечностей у некоторых млекопитающих (китообразные, ластоногие), закрепленная в наследственной структуре естественным отбором, привела к появлению новых видов животных со специфическими локомоциями. Безусловно, гены не закрепляют поведение как явление. Врожденной может быть не программа поведения, а его стереотип. Гены детерминируют морфологию тела, а строение органа предопределяет его функцию. Так, появление у двоякодышащих рыб примитивных легких привело к тому, что эти рыбы стали переползать по земле из пересохшего водоема в поисках воды. В свою очередь, изменение функции органа (поведения) ведет к изменению его анатомии. Это фактор эволюционного развития по Ч. Дарвину.

ПОВЕДЕНИЕ РАННЕГО ПОСТНАТАЛЬНОГО ПЕРИОДА

С первых минут жизни животные демонстрируют набор инстинктов, рефлексов, таксисов и кинезов, которые позволяют новорожденному адаптироваться к жизни в новых для него условиях. Долгое время считалось, что инстинкты раннего постнатального периода развития передаются по наследству в готовом виде и не подвергаются онтогенетическим изменениям.

Сегодня у специалистов нет оснований для такого категорического суждения. Накоплены убедительные доказательства того, что гены жестко детерминируют лишь программу инстинкта, а не его соматическую составляющую, т. е. отдельные внешне заметные элементы локомоций формируются под влиянием факторов среды.

Соотношение жестко детерминированных элементов и влияния среды изучали методом изолированного выращивания новорожденных. Этот метод позволил выявить одну и ту же закономерность у животных, относящихся к разным классам. При изолированном выращивании птиц и млекопитающих обнаруживаются разного рода несоответствия в инстинктивном поведении раннего онтогенеза. Но моторные элементы инстинкта остаются неизменными в пределах вида. Нарушению вследствие отсутствия тренировки подвергаются такие свойства, как координированность, частота, продолжительность и совершенство движений в целом. Это прежде всего касается сложных инстинктов, относящихся к половому поведению, пищедобыванию, социальным взаимоотношениям. Так, изолированно выращенные птицы и млекопитающие после предъявления полового партнера не могли совершить результативный половой акт.

Другим примером влияния среды на проявление инстинкта служит импринтинг у птиц. Если в определенное время гусятам предъявить посторонний предмет, то они начинают воспринимать этот нейтральный предмет как собственную мать и всюду следуют за ним. И птицы не являются в этом отношении исключением. Еще более убедительно иллюстрирует данный тезис межвидовой импринтинг у млекопитающих. Так, котят можно импринтировать на наседку (рис. 89). Тогда наседка им заменит мать-кошку.

Казалось бы, не должно быть более жестко детерминированных форм поведения, чем родительское поведение и поведение новорожденных по отношению к родителям. От этих инстинктов зависит само существование вида. И тем не менее, даже инстинкты раннего постнатального поведения и родительские инстинкты существенно корректируются условиями жизни животных.



Рис. 89
Пример межвидового импринтинга котят на наседку и обратного импринтинга наседки на котят

Очевидно, что программа инстинктивных действий раннего постнатального поведения генетически жестко детерминирована. Факторы среды не могут изменить эту программу поведения новорожденных. Однако ригидная фаза инстинкта корректируется личным опытом новорожденного.

ВРОЖДЕННОЕ УЗНАВАНИЕ

У новорожденного имеется готовность к встрече с самыми важными с точки зрения выживания элементами среды. Новорожденный проявляет набор видотипичных положительных и отрицательных реакций по отношению к стимулам внешней среды. Например, новорожденный щенок тянется к источнику тепла. Крольчонок положительно реагирует на прикосновение. Выклюнувшийся цыпленок прижимает голову и затаивается при демонстрации ему плоской картонной модели ястреба (короткая шея, длинный хвост), но не реагирует на модель, повторяющую очертания мирных птиц, например гуся. Причем цыпленок распознает хищника не только по очертаниям, но и по направлению движения модели. Так, если картонная модель движется над цыпленком длинной частью вперед, то она воспринимается как профиль тела неопасного гуся. Когда модель продвигают над цыпленком короткой частью вперед, она принимается цыпленком за хищника (см. рис. 90).

Новорожденные адекватно реагируют на биологически значимые предметы и ситуации, т. е. демонстрируют врожденную форму ориентации в пространстве. В основе подобных реакций лежат таксисы.

Очевидно, что инстинкты проявляются у животных в раннем онтогенезе только после того, как у них сформируется

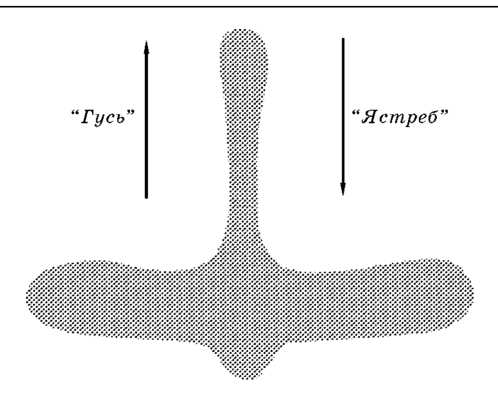


Рис. 90
Врожденное узнавание очертаний хищника цыпленком

соответствующая морфофункциональная база для таких движений. Однако и личный опыт также влияет на проявление инстинкта. Так, цыплята первоначально реагируют на любой движущийся объект. Но после нескольких предъявлений в случае отсутствия положительного подкрепления он перестает реагировать на все движущиеся предметы без разбора. Происходит дифференцировка врожденного узнавания. Цыпленок начинает узнавать очертания опасного объекта — ястреба.

Молодь рыб на личиночной стадии развития пугается (избегает) яркого света, крупных объектов и надвигающейся тени. Однако после перехода на активное питание мальки легко дифференцируют опасные стимулы на фоне нейтральных раздражителей. Так, свет ими уже не воспринимается как опасный стимул, а скорее наоборот. Там, где свет, там и пища (инфузории, коловратки, рачки).

А. Д. Слоним методом перекрестного воспитания экспериментально доказал огромную роль личного опыта раннего онтогенеза в проявлении отдельных инстинктивных реакций животных. Молодняк большой песчанки независимо от условий содержания начинает демонстрировать копающие движения передними конечностями на 17-й день жизни. Это отмечается и при содержании животных на мягком грунте (песок, опилки и пр.), и при их содержании на твердом полу (стекло, бетон). При выращивании песчанок суррогатной матерью-крысой инстинкт копания у них начинает проявляться на несколько дней позже. С другой стороны, крысята, выращиваемые песчанкой-матерью, также начинают демонстрировать несвойственное крысятам копательное поведение на 52-й день жизни.

У птенцов многих видов, устраивающих гнезда на деревьях, включая птенцов дрозда, пространственная ориентация основана на гравитационной чувствительности. Резкое сотрясение гнезда (прилет родителя с кормом) приводит к инстинктивному вытягиванию шеи и раскрытию рта.

В процессе раннего онтогенеза сигнальное значение внешних раздражителей может меняться. Уже упоминалось о том, что молодь рыб в первые дни жизни изменяет свою реактивность по отношению к свету. Так, личинки осетра в первые 1–3 дня жизни избегают сильно освещенных участков водоема. На этом этапе онтогенеза они питаются за счет желточного мешка. Начиная с 5–9-го дня жизни у мальков реакция на свет становится положительной. Помимо этого, в первые дни после выклева молодь изменяет свое отношение и к току воды. На личиночной стадии молодь рыб использует реотаксисную реакцию — движется по току воды. После перехода на активное питание у мальков вырабатывается отрицательный реотаксис и положительный фототаксис, что представляется абсолютно целесообразным с точки зрения поиска пищи.

Дрозды после прозрения утрачивают инстинктивное вытягивание шеи в ответ на сотрясение гнезда. С открытием глаз птенцы начинают узнавать родителей по внешнему виду. А раздражение внутреннего уха при сотрясении гнезда у них превращается в отрицательный раздражитель. При сотрясении гнезда они уже демонстрируют реакцию затаивания.

Многочисленные исследования убедительно доказывают, что у разных видов

животных врожденное узнавание и раннее научение соотносятся по-разному, о чем подробнее говорится ниже (10.2).

Облигатное научение. Постнатальное научение имеет характер облигатного. Оно проявляется только на протяжении сенсибильного периода (т. е. периода особой чувствительности) онтогенеза и обязательно для всех особей данного вида. Приобретенные адаптации включаются в инстинкты. Облигатное научение важно прежде всего для формирования эффективного пищевого поведения молодняка в раннем постнатальном и ювенильном периоде развития.

Факультативное научение. В раннем онтогенезе имеет место и факультативное научение, т. е. приобретение индивидуальных адаптаций, не обязательных для всех представителей вида. Факультативное научение индивидуально и не является обязательным компонентом инстинкта. Факультативное научение приспосабливает видотипичное врожденное поведение к частным условиям жизни.

Импринтинг, или *запечатление.* Это явление представляет собой компонент облигатного научения. Импринтинг позволяет достроить врожденные пусковые механизмы. Импринтинг обеспечивает новорожденного инструментом распознавания знакомого и незнакомого. На примере собственных родителей новорожденный получает информацию о типичных признаках носителей своего вида. Описаны реакции импринтинга и на признаки врагов (в сочетании с голосовыми сигналами тревоги).

Импринтинг — свойство всех животных, однако наиболее подробно это явление изучено на выводковых птицах. У других групп зрелорождаемых животных аналогом импринтинга считают реакцию следования.

Реакция следования. Данное явление характерно для тех видов, новорожденные которых появляются на свет с хорошо развитым опорно-двигательным аппаратом и зрелыми сенсорными системами. Уже через несколько минут после появления на свет они прочно стоят на ногах, потому способны самостоятельно передвигаться и следовать за матерью. Реакция следования проявляется по отношению к объекту, который попадает в поле зрения новорожденного в первые минуты после его появления на свет, т. е. реакция следования представляется дальнейшим развитием запечатления.

У копытных млекопитающих реакция следования формируется в первые сутки после рождения. Это подтверждают наблюдения за новорожденными детенышами лошадей, коз, овец, верблюдов, оленей, антилоп.

Среди грызунов не все виды демонстрируют реакцию следования. Она хорошо выражена у морских свинок, детеныши которых рождаются сравнительно крупными (60–120 г), с вполне развитыми сенсорными системами и постоянными зубами.

У птиц реакция следования является обязательным компонентом поведения всех выводковых видов. Для птенцов скальных уток этот алгоритм врожденного поведения представляется серьезным жизненным испытанием, которое отбраковывает больных и недоразвитых птенцов. Утята после выклева в ответ на призывные крики матери падают со скалы вниз. Утки гоголя устраивают гнезда на высоте 15 м над водой. Мать пролетает вдоль скалы и призывает птенцов падать в воду. Далеко не все птенцы успешно проходят через это испытание. Слабые и больные разбиваются или о воду, или о скалы. Задержавшихся в гнезде птенцов убивают хищные птицы.

Чистиковые (гагарки) селятся на скалах еще выше. В возрасте 20 дней птенцы должны совершить прыжок со скалы в морскую пучину. В противном случае их атакуют и убивают чайки и другие крупные птицы.

Реакция следования изучена и у представителей класса рыб. Так, цихлидовые

рыбы вынашивают икру в ротовой полости. После выклева молодь некоторое время находится под опекой родителей. У мальков этого возраста наблюдается ярко выраженная реакция следования.

Импринтинг и реакция следования формируются у новорожденных в строго определенное время после рождения — в так называемый сенсибильный период. У кур и уток он приходится на первые 10–15 часов после выклева птенцов. У морских свинок этот период растянут и приходится на 6–40-й день жизни. Растянут на несколько недель сенсибильный период импринтинга и у псовых.

Скорость запечатления очень высока. Чаще всего достаточно одного показа объекта импринтирования. Интересно, что импринтинг, как и реакция следования, усиливаются под влиянием отрицательных стимулов. Так, болевое раздражение в момент предъявления «родителя» у птиц или создание препятствия на пути только стимулируют скорость импринтинга и реакции следования у птенцов. Считается, что и запечатление, и реакция следования подкрепляются внутренними факторами, например проприорецепторной афферентацией. Отрицательные стимулы повышают общую возбудимость нервной системы и усиливают нервные процессы, лежащие в основе формирования импринтинга и реакции следования.

Запечатление и реакция следования имеют необратимый характер. Переадресованность импринтинга в литературе не описана. Реимпринтинг имеет место у выводковых птиц при распаде выводка. Однако этот феномен требует специального изучения.

Половой импринтинг. Распознавание полов в пределах популяции и вида представляется явлением большой биологической значимости, поскольку это явление лежит в основе процесса воспроизводства, следовательно, предопределяет само существование вида. Поскольку инициатива взаимоотношений между самцом и самкой, т. е. полового поведения, принадлежит в подавляющем большинстве случаев представителям мужского пола, то половое распознавание имеет первостепенное значение именно для самца. Несмотря на то, что половое поведение имеет инстинктивную основу, половое распознавание, как правило, представляет собой новоприобретение раннего онтогенеза. Новорожденные мужского пола запечатлевают характерные особенности своих матерей в качестве образцов самок своего вида.

Главной особенностью полового импринтинга является отсроченный характер его проявления. Только после достижения возраста половой зрелости самец начинает распознавать представителей противоположного пола по признакам, на которые его импринтировала собственная мать в раннем постнатальном периоде развития.

Сенсибильный период полового запечатления различен у разных видов животных. Например, у серого гуся и диких уток — это временной промежуток с 10-го по 40-й день жизни. Если в эти сроки гусята (утята) импринтируются на самку другого вида, то в половозрелом возрасте они будут неспособны к распознаванию самок своего вида.

Описаны случаи полового импринтинга на человека у гусей, уток и даже рыжей цапли, которая жила в семье с людьми с 10-дневного возраста.

Известны случаи полового запечатления самцов на родителей-альбиносов. В литературе приводятся примеры полового импринтинга на самок разной окраски у голубей и рыб.

Многочисленные наблюдения полового импринтинга на представителей чужого вида, относящиеся к разным видам животных (гуси, утки, вьюрки, цапли, крупный рогатый скот, козы, собаки), подчеркивают важную роль среды в формировании инстинктивных проявлений поведения всех животных.

Факультативное научение в раннем онтогенезе имеет второстепенное значение. Об этом говорит тот факт, что оно возможно у животных по прошествии значительного времени после их рождения. Так, реакцию избегания на электроток удается получить у крыс не ранее второй недели жизни. Инструментальное научение у молодняка возможно еще в более позднем возрасте. У крыс — не ранее 3-недельного возраста, у щенков — на втором месяце жизни, у приматов — на 3–4-й день жизни.

Факультативное научение раннего онтогенеза имеет одно важное ограничение. Оно возможно только на основе предъявления строго определенных жизненно важных стимулов среды (термических, химических, механических раздражителей).

Заключая обсуждение врожденного поведения, подчеркнем два тезиса.

1. Врожденное поведение у животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, имеет ряд общих черт (биологическая цель и мотивация) и различий. Различия затрагивают главным образом степень сложности инстинктов. В механизме врожденного поведения низших животных много таксисов и врожденных рефлексов. У высших животных врожденное поведение базируется на инстинктах.

2. Врожденное поведение модифицируется в процессе онтогенеза. Различные таксисы, рефлексы и инстинкты активизируются и исчезают из поведения животных по ходу онтогенеза. Корректирующее влияние на врожденное поведение оказывают факторы среды обитания, возрастные морфофункциональные изменения организма и личный опыт индивидуума.

Врожденный характер некоторых поведенческих проявлений животных не столь очевиден, как в случае с рефлексом или инстинктом. Именно так обстоит дело с такими явлениями, как смещенная активность, переадресованная активность, инверсия полового поведения, регрессия поведения.

СМЕЩЕННАЯ АКТИВНОСТЬ

Н. Тинберген обнаружил, что довольно часто поведение животных не соответствует обстановке, в которой они оказываются.

Так, самец колюшки в брачный период может приступить к вентиляции гнезда, в котором нет икры. Дерущиеся петухи могут в самый разгар сражения внезапно переключиться на клевание якобы появившегося у них под ногами корма. Испытывающая жажду горлица, наткнувшись по пути к поилке на стеклянную преграду, вдруг начинает клевать землю. Насиживающая яйца крачка при виде вторгшегося на ее территорию чужака, прежде чем напасть на него, чистит перья. Во всех описанных ситуациях поведение животных не соответствует обстановке, не решает возникшую проблему, т. е. такое поведение на первый взгляд выглядит бессмысленным.

Поскольку данный тип активности имеет широкое распространение в животном мире, Н. Тинберген счел необходимым ввести для его обозначения специальный термин — «смещенная активность». Этим термином ученый подчеркивает, что животное как бы уклоняется от разрешения возникшей проблемы и смещает свою активность в формат инстинкта, не имеющего отношения к данной ситуации (см. рис. 91).

Очевидно, что смещенная активность имеет врожденную основу и развивается или вследствие конфликта двух сильных мотиваций, или вследствие возникновения внезапного препятствия на пути решения биологической задачи.

Н. Тинберген приходит к заключению, что смещенная активность возникает тогда, когда имеет место избыточная мотивация, близкая к состоянию доминанты, но нормальные способы ее удовлетворения отсутствуют в силу разных причин. За счет внешне бессмысленных действий нервная энергия доминирующей мотивации переключается на не имеющую отношения к удовлетворению этой мотивации

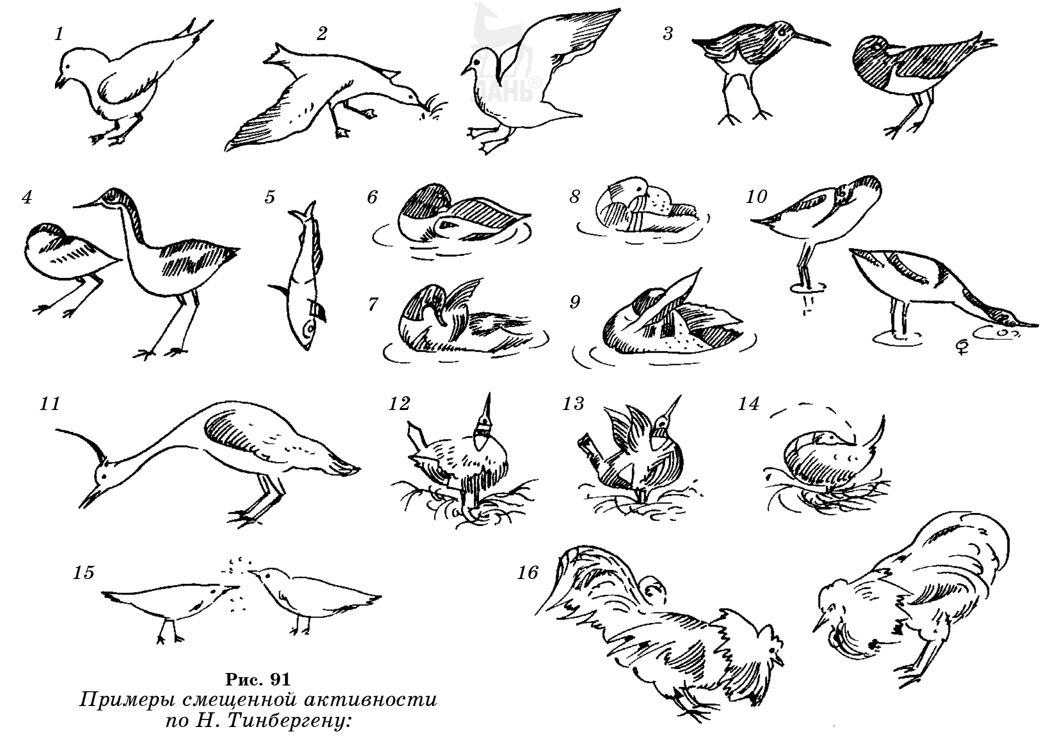


Рис. 91
Примеры смещенной активности по Н. Тинбергену:

1, *2* — гнездование у чаек в драках; *3*, *4* — «сон» в конфликте устричников и шилоклювок; *5* — копание песка во время конфликта у самцов колюшки; *6–10* — чистка перьев в конфликте у пеганки, чирка, мандаринки, кряквы и шилохвостки; *11* — захватывание корма во время ухаживания у европейской голубой цапли; *12–14* — смещенная активность баклана в конфликтной ситуации; *15* — выпрашивание корма у чаек во время ухаживания; *16* — клевание земли у петухов во время драки.

двигательную активность. За счет таких действий уровень напряжения существенно падает.

Имеется также аргументированная точка зрения на смещенную активность как инструмент изменения конкурирующих мотиваций. Установлено, что у самца колюшки смещенная активность в виде вентиляции пустого гнезда необходима для завершения церемонии ухаживания за самкой, т. е. является не побочным продуктом конфликта мотиваций, а необходимым этапом в развитии одной из них.

Д. Мак-Фарленд в лабораторных экспериментах установил, что смещенная активность может возникнуть в трех случаях: при физическом сдерживании поискового поведения (первой фазы поведенческого акта); при сдерживании завершающей фазы инстинкта; при одновременном возникновении двух сильных мотиваций.

Причинный анализ смещенной активности показывает, что во всех случаях текущее поведение не развивается из-за возникновения физической преграды, недоступности запланированного результата или несовместимости двух типов поведения животных. Полевые исследования смещенного поведения убеждают в том, что оно возникает в трех случаях: в условиях конфликта двух особей, в процессе ухаживания самца за самкой или в результате фрустрации.

Смещенная активность явно имеет ритуализированный вид. И как любой ритуал в поведении животных, смещенная активность несет информацию о намерениях противника и может выступать в качестве средства внутривидовой коммуникации.

ПЕРЕАДРЕСОВАННАЯ АКТИВНОСТЬ

Суть явления заключается в том, что в определенных конфликтных ситуациях животное выполняет действия, соответствующие развитию конфликта, но направляются не на объект, который послужил причиной конфликта, а на нейтральный объект. Переадресованная активность характерна для группы кур с установленной иерархией. Когда высокоранжированная особь отгоняет от кормушки или с насеста подчиненную особь, последняя адресует свои агрессивные действия не на обидчика, а на члена группы с более низким иерархическим статусом.

Переадресованная активность характерна для злобных собак. Часто можно наблюдать, как разъяренная собака на цепи начинает остервенело грызть нейтральные предметы. Во время травли служебных собак в рамках курса защитно-караульной службы преданные своему хозяину животные с легко возбудимой психикой переадресовывают свою агрессивность на хозяина, если собаке вовремя не дать возможность разрядиться на «нарушителе». Другими словами, в состоянии крайнего возбуждения они набрасываются на своего хозяина.

Причина данного поведения заключается в том, что возникающая доминанта возбуждения приводит к тому, что животное на короткое время утрачивает способность дифференцировать раздражители. Спектр стимулов, провоцирующих поведение на основе доминанты, расширяется за счет биологически нейтральных раздражителей.

ИНВЕРСИЯ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

В некоторых случаях половое поведение самцов и самок на этапе ухаживания и спаривания совпадают. Так, в стае собак суки имитируют садку на кобеля и совершают движения тазом, свойственные самцам при спаривании. В стаде крупного рогатого скота на корову с признаками течки совершают садку другие коровы подобно тому, как это делает бык.

У птиц (щеглы, амадины) самец может принять позу, характерную для самки при спаривании. Хорошо известна поза «подставления» доминирующей особи у самцов обезьян. Р. Хайнд считает, что половое возбуждение у животных обоих полов стимулирует стремление демонстрировать позы полового поведения, типичные для самцов и самок. Если один из партнеров наталкивается на трудности, то это приводит к тому, что он начинает демонстрировать позы или действия, характерные для представителей противоположного пола. Возможно также, что инверсия полового поведения повышает половую активность партнера за счет активизации механизма подражания.

Однако инверсия полового поведения наблюдается у животных в поведенческих реакциях, не связанных с процессом воспроизводства. Например, некоторые самки домашней собаки при мочеиспускании принимают позу, характерную для кобелей. Возможны несколько вариантов инверсии



Рис. 92
Инверсия полового поведения сук в стереотипе уринации:

1 — поза, типичная для суки; *2* — разбрасывание земли; *3* — приподнимание задней конечности; *4* — поза, характерная для кобеля; *5* — стойка на передних конечностях.

поведения сук при мочеиспускании — от разбрасывания земли после мочеиспускания до принятия позы кобеля (см. рис. 92).

Наши исследования показали, что инверсия полового поведения в стереотипе уринации у самок домашней собаки — довольно распространенное явление. В популяции городских собак разных пород примерно 20–25% сук в большей или меньшей степени демонстрируют поведение, свойственное самцам при мочеиспускании. Подавляющее большинство животных (75%) этого типа имеют возраст старше 7 лет. В возрастной категории до 3 лет инверсия стереотипа мочеиспускания у сук практически не встречается. Литературные сообщения на эту тему единичны. S. C. Wirant и B. McGuire (2004)[52] отмечают,что суки с признаками инверсии уринации в возрасте старше 4 лет используют мочеиспускание по мужкому типу для нанесения меток на различные предметы.

Можно предположить, что причиной изменений в поведении самок служит возрастное изменение секреции женских половых гормонов с относительным увеличением доли мужских. Последние активизируют скрытые поведенческие стереотипы мужского типа. С возрастом у самок усиливается стремление к лидерству и контролю за своей территорией. Мужской стереотип уринации более удобен для маркировки территории, т. е. для нанесения пахучих меток по границам занимаемой территории на стволы деревьев, углы строений и другие выступающие предметы. В период эструса мочеиспускание сук принимает типичные для самки формы.

РЕГРЕССИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Данный термин отображает обратное развитие поведения. Многие алгоритмы поведения по мере развития онтогенеза, казалось бы, безвозвратно утрачиваются. Чаще всего это именно так. Однако иногда можно наблюдать, как взрослые животные прибегают к ювенильным формам поведения для решения своих взрослых проблем. Так, при ухаживании один из половых партнеров прибегает к тактике выпрашивания корма, чем снижает агрессивную составляющую партнера. У взрослых собак используется прием заигрывания с более сильным членом стаи с демонстрацией поведенческих приемов ювенильного периода развития, что также снижает уровень агрессии у доминанта.

Все эти случаи убеждают в том, что ювенильные формы поведения остаются в арсенале поведения взрослых. Однако их использование возможно лишь в крайнем случае, когда обычные способы не приносят ожидаемого результата.

9.3. ПСИХИЧЕСКИЙ КОМПОНЕНТ ИНСТИНКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Инстинкт структурно делится на две фазы. Поэтому и психические процессы, лежащие в основе инстинкта, также можно разделить на две фазы.

На первой фазе (поисковой) животное вынуждено совершать сложные акты, ориентируясь на множество внешних агентов, выбирая ключевые раздражители. Здесь имеет место рецепция стимулов, фильтрация афферентных потоков, синтез отдельных признаков, анализ явлений в целом. В центральной нервной системе происходит постоянное сопоставление реального окружения с ожидаемыми (врожденно определенными) программными признаками необходимых для данного инстинкта условий (пространственных, временных), т. е. на первой фазе инстинкта реципируется и вовлекается в сложный процесс анализа большое количество стимулов. На этой фазе происходит научение животного.

[52] *Wirant S. C., McGuire B.* Urinary behavior of female domestic dogs (Canis familiaris): influence of reproductive status, location, and age. «Applied Animal Behaviour Science», 2004. № 85. P. 335–348.

На завершающем этапе инстинкта животное реагирует лишь на узкий спектр ключевых раздражителей, «не замечая» массу других стимулов. Следовательно, психическое отражение мира *во второй фазе инстинкта предельно поверхностно и необъективно*. Для наглядности приведем пример с анализом поведения самца трехиглой колюшки. На первой фазе инстинкта размножения самец реагирует на все движущиеся предметы. Однако ключевыми раздражителями инстинкта выступают форма и цвет брюшка соплеменников. На завершающем этапе инстинкта в качестве сигнального раздражителя фигурирует только цвет предмета (брюшка), а его форма уже не имеет значения для самца. Цвет как биологически значимый стимул воспринимается самцом недифференцированно, как простое ощущение.

Ограниченность психики на второй фазе инстинкта имеет место и у высших позвоночных животных. Очевидно, что в этом явлении заложен большой биологический смысл.

Эволюция жестко программирует обеспечение наиважнейших функций и не позволяет индивидууму отвлекаться на случайные и несущественные стимулы.

Примитивность психического отражения мира на завершающем этапе инстинкта предопределяет бедность самой локомоции в этот момент. Движение на первой фазе инстинкта — это источник познания окружающего мира, поскольку в результате движения происходит смена (по крайней мере, частичная) окружения. А врожденные динамические стереотипы движений на завершающем этапе инстинкта не преследуют цели познания окружающего мира. Они решают очень узкую запрограммированную задачу. Врожденный пусковой механизм представляется средством запуска уже сформулированной предыдущими поколениями программы. На этой фазе животное имеет или положительную, или отрицательную эмоциональную окраску ощущений от воспринимаемых стимулов и собственных движений. Богатство психических процессов приурочено к поисковому поведению и процессу научения.



ГЛАВА 10

ОПЫТ И НАУЧЕНИЕ

10.1. ОПЫТ КАК РЕЗУЛЬТАТ ИНТЕГРАЦИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ И ИНДИВИДУАЛЬНО ПРИОБРЕТЕННЫХ АДАПТАЦИЙ

Поведение животных, как уже говорилось, складывается из врожденных и приобретаемых в процессе онтогенеза элементов. Впервые о врожденных и приобретенных формах поведения животных заговорил римский врач Гален (129–201 гг.). Однако его идеи о поведении животных долгое время оставались в тени, поскольку не были подкреплены экспериментальными доказательствами. Врожденные элементы (филогенетический видовой опыт) изменяются под действием конкретных условий среды обитания индивидуума. Но, с другой стороны, исторический опыт возникает на основе индивидуальных приобретений. Поэтому деление на врожденное и приобретенное поведение зачастую встречает аргументированные возражения со стороны специалистов. Например, Л. В. Крушинский[53] приводит следующий пример, вызывающий замешательство. Когда собака в станке отдергивает лапу при ударе электротоком, то этот акт однозначно рассматривается как проявление безусловнорефлекторной деятельности. Когда собака совершает то же действие на включение лампочки после нескольких сочетаний с ударом электрическим током, то говорят о возникновении в ее поведении приобретенных элементов. Однако когда собака демонстрирует пассивно-оборонительную реакцию на незнакомого человека (убегает, прячется, ложится на спину лапами вверх), исследователи затрудняются в квалификации данного поведения. Оно не относится ни к врожденному, ни к условному рефлексу.

Л. В. Крушинский назвал такие неясные с точки зрения происхождения поведенческие акты унитарными реакциями. Под словом «унитарные» — от латинского unitis (единый) — подразумевается, что данный поведенческий акт объединяет элементы врожденного и приобретенного поведения. Л. В. Крушинский использует два признака, позволяющих выделять самостоятельные унитарные реакции. Во-первых, она, образуясь из сочетания условных и безусловных рефлексов в различных соотношениях, имеет одно и то же эффекторное проявление. И, во-вторых, унитарная реакция имеет конкретную биологическую цель, которая может достигаться разными путями, но при этом будет иметь определенный шаблон конечного исполнения. В методике Л. В. Крушинского можно видеть попытку системного подхода к изучению поведения животных и регуляции отдельных поведенческих актов.

На наш взгляд, среди попыток представить поведение животных как системное явление более убедительна, теоретически и экспериментально аргументиро-

[53] *Крушинский Л. В.* Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.

вана концепция функциональных систем П. К. Анохина. Она имеет универсальный характер и позволяет объяснять не только локомоторные, но и вегетативные реакции животных. Системообразующим фактором при этом выступает «потребность» животного организма и нацеленность на поддержание постоянства его внутренней среды. Концепция П. К. Анохина больше известна в среде физиологов и биохимиков, поскольку использует аргументацию именно из области физиологии и биохимии. Кроме того, теория функциональных систем не отражает происхождения поведенческих проявлений.

Исследователи поведения животных (этологи), не являясь, как правило, специалистами в области физиологии, используют несколько иные концептуальные соображения о соотношении врожденного и приобретенного поведения, вводят в обиход свою терминологию, например такое широкое понятие, как «личный опыт». Этот термин объединяет как врожденное, так и приобретенное в составе поведения животных.

Личный, или индивидуальный, опыт можно определить как результат встраивания приобретенных форм поведения в генетически детерминированные стереотипы. Личный опыт следует считать адаптацией животного к конкретным условиям жизни. В случае, если такая индивидуальная адаптация сопряжена с большими биологическими преимуществами, она распространяется и на другие особи, а в конечном счете захватывает целые поколения. Со временем такая изначально индивидуальная адаптация превращается в видотипичное свойство, закрепленное наследственностью.

Согласившись с концепцией двухфазной структуры инстинктивного поведения, мы не можем не касаться проблемы соотношения инстинкта и приобретенных адаптаций в поисковой и завершающей фазе инстинкта. Исследователи солидарны в том, что встраивание индивидуально изменчивых компонентов возможно в обеих фазах инстинкта.

Очевидно, что поисковая фаза за счет новых поведенческих адаптаций существенно расширяет биологические возможности животного. По существу, при этом *изначально индифферентные признаки окружающего мира превращаются в особо значимые сигнальные раздражители.*

Изменения, возникающие в поисковой фазе, приводят и к изменениям поведения в эффекторной фазе. Эффекторные изменения представляют собой перекомбинацию врожденных двигательных актов. Вновь приобретенные движения, в свою очередь, стимулируют развитие психических процессов.

10.2. ВИДЫ И МЕХАНИЗМЫ НАУЧЕНИЯ

Отмеченные изменения поведения в онтогенезе отражают сущность процесса научения. Научение — сложный и многокомпонентный процесс, центральное место в котором занимает условный рефлекс. Но условный рефлекс — это не единственный путь расширения личного и, следовательно, филогенетического опыта. Научение — это совокупность изменений в поведении животного, возникающих в процессе онтогенеза.

Г. Темброк предложил разделить все способы научения на две группы: облигатное и факультативное.

Облигатное научение включает поведенческие адаптации, приобретение которых необходимо всем представителям данного вида независимо от того, в каких условиях они существуют.

Факультативное научение включает в себя адаптации, необходимые для выживания конкретной особи или популяции, оказавшейся в конкретной (возможно, редкой) обстановке, т. е. факультативное научение не обязательно для всех представителей вида. Однако оно видотипично. Следует

подчеркнуть, что факультативное научение характеризуется большей гибкостью и лабильностью. Тем не менее животное нельзя научить «чему угодно». Например, у пингвинов невозможно выработать реакцию избегания на человека. На суше у пингвинов не проявляется оборонительное поведение, поскольку у них никогда на суше не было врагов.

Нельзя научить собаку вилять хвостом, а петуха крякать по-утиному. Нельзя выработать условный рефлекс слюноотделения у взрослой кошки.

Научение возникает как мера облегчения или расширения спектра способов достижения цели в эффекторной фазе.

Иначе говоря, существуют видотипичные генетически фиксированные рамки научения. Рамки способностей животного к научению, хотя потенциально и ограничивают животное, но способствуют удержанию видовой стабильности, ограничивая видовую изменчивость. К тому же у многих животных эти ограничительные рамки научения шире реальной необходимости. И в этом заложен определенный биологический смысл. В случае экстремальных ситуаций (катастроф, катаклизмов) эти расширенные возможности к научению (адаптации) будут востребованы. Выжившие особи станут основой для возрождения популяции и всего вида.

Способность к научению ограничивается уровнем эволюционного развития животного. Это справедливо в целом для всего царства животных. Все высшие животные имеют больше шансов на выживание. Низшие животные имеют узкие рамки способностей к научению. Однако в пределах одного класса отдельные виды проявляют нетипичные для своего класса способности к научению. Так, можно выделить среди беспозвоночных животных головоногих моллюсков, отличающихся уникальными для своей систематической группы способностями к научению. В классе птиц врановые демонстрируют недюжинные способности к научению.

В классе млекопитающих признанными эрудитами и прилежными учениками справедливо считаются китообразные и приматы. Повышенная способность к научению обеспечивает виду адаптационные преимущества и биологическую экономичность. Вороны, сороки, дельфины, шимпанзе — животные, склонные к быстрому научению, — имеют лучшую приспособляемость к среде обитания не за счет многоплодия (как это имеет место у луны-рыбы, воробьев, грызунов), а благодаря способности к факультативному научению в широком диапазоне условий на протяжении всего онтогенеза.

Способность к научению отражает уровень психических процессов. Чем лабильнее психика животного, тем пластичнее будет поисковая фаза и оптимальнее эффекторная фаза сложного поведенческого акта. Причина (усложнение поведения) и следствие (психика, способность к научению) в процессе эволюции постоянно меняются местами. Поэтому поведение и психика животных эволюционируют как единое целое.

Эволюция совершенствует программу поведения и рамки реализации этой программы за счет научения, индивидуального опыта.

У низших животных в основе научения лежат следующие процессы:

- привыкание;
- сенситизация;
- тренировка;
- суммация сенсорики.

Эти явления обеспечивают адаптации, относящиеся к неассоциативному научению.

Привыкание (габитуация) — постепенное угасание реакций на малозначимые стимулы при их многократном предъявлении или длительной экспозиции раздражителя. Этот вид научения является наиболее распространенным способом приобретения личного опыта. Он используется животными всех систематических групп. Тем не менее надо подчеркнуть, что дан-

ный способ научения имеет первостепенное значение прежде всего для животных с несложно организованной нервной системой (кишечнополостные, плоские черви), а также для высших животных на ранних этапах онтогенеза.

Привыкание не требует наличия большого количества нервных клеток и их сложной организации. Привыкание рассматривается как универсальный способ «не замечать» огромное количество факторов среды, имеющих второстепенное значение. Червь планария при прикосновении к нему пинцетом сворачивается. Это простейшая защитная реакция животного. При многократном повторении опыта реакция червя ослабевает. А через большое количество повторений планария перестает скручиваться в комок при прикосновении к ее телу пинцетом или каким-то другим предметом. Развивается привыкание к данному раздражителю.

Явление привыкания детально изучил R. B. Clark.[54] Он поставил эксперимент на морских многощетинковых червях Nereis. Эти животные используют трубки или норки, из которых постоянно высовывают голову и переднюю часть тела. При малейшей опасности (вспышки света, тень, легкое прикосновение, вибрации бассейна) червь прячется в своем укрытии. R. B. Clark установил ряд общих свойств явления привыкания.

Во-первых, *скорость привыкания зависит от частоты предъявляемого стимула.* Так, если на червя направлять пучок яркого света с интервалом 5 минут, то привыкание к свету вырабатывается после 80 опытов. Если интервал предъявления стимула сократить до 1 минуты, то привыкание возникает через 40 предъявлений.

Во-вторых, *скорость привыкания зависит от природы стимула*. Так, привыкание к тени у червей происходит после 10 воздействий. А привыкание к механическому раздражителю занимает больше времени и требует не менее 30 предъявлений раздражителя. Кошки спят при включенном радио или телевизоре и не реагируют на речь или музыку, но моментально просыпаются при писке мышей. Для привыкания к звуку телевизора котенку требуется не более 5–7 включений. А привыкание взрослой деревенской кошки, выкармливающей котят, к вокализациям мышей, вероятно, вообще невозможно выработать.

Меньшее количество повторений для формирования привыкания предполагает наличие более высокоорганизованной психики. Так, аквариумные рыбы после 5–10 включений привыкают к шуму воздушного компрессора. Коровы в коровнике быстро привыкают к шуму и движению трактора, раздающего корма, но в то же время пугаются при появлении в коровнике постороннего человека. Привыкание у животных с примитивно устроенной нервной системой требует на порядок больше предъявлений стимула.

Снижение реактивности нервной системы возможно и по другим причинам, отличным от явления габитуации. Это прежде всего относится к *сенсорной адаптации.* Многие органы чувств перестают отвечать на действие раздражителя при частых и многократных повторениях. Однако сенсорная адаптация развивается у животных с хорошо развитыми анализаторами. Кроме того, дополнительно следует отметить кратковременный характер сенсорной адаптации. Так, у червя Nereis сенсорная адаптация продолжается всего несколько минут, в то время как габитуация сохраняется в течение суток.

О. Меннинг (1982) отмечает, что у животных с высокоорганизованной нервной системой, как правило, сенсорная адаптация и габитуация совпадают во времени, что создает большие трудности при изучении явления привыкания.

Сенситизация — свойство нервной системы усиливать ответ на слабый стимул,

[54] *Clark R. B.* Habituation of the polychaette *Nereis* to sudden stimuli // Animal Behaviour. 1960. No 8. P. 82–103.

если он сочетается во времени с другим неприятным воздействием. Наиболее наглядно процесс сенситизации воспроизводится в опытах на червях планариях. Если действие слабого раздражителя (например, легкое прикосновение стеклянной палочкой, на которое червь не отвечает) сочетать с ударом электрического тока, то вскоре на прикосновение только стеклянной палочки планария будет отвечать бурной реакцией.

Явление сенситизации имеет место и у высших животных. Но у животных с высокоорганизованной психикой сенситизацию нелегко отличить от ассоциативного научения. В последнем случае возникает временная связь между центрами двух рефлексов. В результате второй условный раздражитель запускает реакцию, обычно проявляющуюся в ответ на предъявление первого раздражителя.

Тренировка. Многократно повторяющиеся стереотипические действия приводят к оптимизации эффекторных реакций как с точки зрения затрат как времени на их выполнение, так и энергии. Особую значимость тренировка как способ неассоциативного научения имеет в раннем пренатальном и постнатальном онтогенезе. К. Э. Фабри[55] для ранних стадий эмбриогенеза предлагает использовать термин «эмбриональная тренировка», что подразумевает комплекс психосоматических реакций эмбриона. Например, у ракообразных (морские козочки, дафнии) отдельные части тела начинают двигаться на ранних стадиях эмбриогенеза. Благодаря постоянной тренировке сразу после выклева у рачков присутствуют сложные локомоции с высокой адаптивной эффективностью.

Эмбрионы кур уже на 4-й день инкубации демонстрируют двигательную активность. Благодаря постоянным спонтанным локомоциям (тренировкам) в пределах скорлуповой оболочки движения головы и шеи у куриного эмбриона ко времени выклева становятся хорошо координированными. Это важно для цыпленка, так как при вылуплении он должен самостоятельно разбить скорлупу яйца. Натренированные к этому моменту ноги позволяют ему выбраться из скорлупы.

Велика роль тренировки и в постэмбриональный период. Так, новорожденный жеребенок (верблюжонок, теленок, олененок) многократно повторяет попытки встать на ноги, тренируя при этом конечности и локомоторные центры, управляющие движением конечностей. В результате через час-два новорожденный уверенно следует за матерью.

Сложные локомоции молодняк тренирует в процессе игр. Так формируются охотничьи навыки у котят и щенков, оптимизируется техника вскрытия ореха у молодых белок. Особое значение отводится тренировкам в процессе формирования поведенческих проявлений, сопряженных с опасностью для жизни. Именно благодаря тренировкам котята, хорьки, молодые ласки научаются наносить молниеносный смертельный укол в основание черепа животным, которые по своим физическим возможностям превосходят охотника.

Следует иметь в виду, что в процессе тренировки происходит морфофункциональное становление как эффекторов, так и нервных структур, обслуживающих данный поведенческий (тренируемый) акт. Под влиянием проприорецепторной афферентации происходит активизация локомоторных центров спинного мозга, возрастает спонтанная электрическая активность нейронов. По системе восходящих путей локомоторные центры спинного мозга активизируют ядра и ретикулярную структуру ствола, мозжечок, базальные ганглии, а также способствуют развитию двигательной коры. В нервных структурах, регулирующих работу опорно-двигательного аппарата, происходят и морфологические изменения: формирование новых синаптических связей, образование шипиков на дендритах.

[55] *Фабри К. Э.* Основы зоопсихологии. М., 2003.

Справедливости ради надо отметить, что многие сложные формы поведения не нуждаются в тренировках, например, строительство сот у пчел, ос, шмелей, гнездостроительные навыки многих видов птиц, осенняя подготовка берлоги молодняком бурого медведя, строительная деятельность бобров.

Суммация сенсорики. Рецепторный аппарат животного организма отслеживает происходящие в окружающей среде изменения по целому ряду параметров физико-химической природы. Рецепторы, представляющие периферические элементы сенсорных систем, обеспечивают контроль за изменением стимулов различной модальности (свет, звук, химический состав среды, электромагнитное поле, механические воздействия). Перцептивная психика по своему определению предполагает суммацию сенсорной информации при формировании целостного образа.

Суммация сенсорики приводит к формированию доминанты (о ней речь пойдет подробнее ниже), на что указывал еще А. А. Ухтомский[56]. Само явление суммации первым описал И. М. Сеченов. Он установил, что иррадиация возбуждения происходит не хаотично, а в направлении очагов повышенной возбудимости. Суммация сенсорики заключается в том, что центральные нейроны приобретают состояние высокой возбудимости под влиянием нескольких последовательно или одновременно действующих стимулов, каждый из которых в отдельности не вызывает адаптивных реакций.

Суммация может быть следствием и предварительно активированных гуморальными агентами нейронов. Например, под влиянием выброса половых гормонов (преднерестовое состояние) резко возрастает возбудимость нервной системы у самца колюшки. На этом фоне стимулы небольшой силы (красный цвет, округлая форма брюшка) суммарно превращаются в раздражитель, вызывающий агрессивное поведение самца к другому самцу и реакцию ухаживания за самкой.

С точки зрения зоопсихологии важно отметить особые возможности двигательной активности передних конечностей у позвоночных. Имеется в виду не опорная, а именно двигательная активность передних конечностей. Их эволюционное развитие через *манипулирование* привело, в конце концов, к орудийной деятельности приматов и трудовой деятельности древних людей.

Разнообразные дополнительные функции характерны и для ротового аппарата позвоночных. Между передними конечностями и ротовым аппаратом у животных устанавливаются сложные функциональные связи, обогащающие их поведение и психику. Например, у лис насчитывается по крайней мере 45 дополнительных функций передних конечностей и ротового аппарата. У барсука их уже 50, у енота 80, у низших обезьян — 150.

Способность удерживать предмет перед собой на весу позволяет животному комплексно и наиболее полно его обследовать. При этом используется оптическая, химическая, тактильная, звуковая и гравитационная сенсорика. Чем более развита способность к фиксации предмета передними конечностями и ротовым аппаратом (манипулирование), тем сложнее поведение животного. Так, медведь обладает всего тремя способами фиксации предмета на весу, енот — шестью, низшие обезьяны (макаки, павианы) — более чем тридцатью способами фиксации. Причем обезьяны располагают высококоординированной функцией *деструктивного анализа* фиксируемого объекта (расчленение на отдельные компоненты). Еще более совершенна эта способность у человекообразных обезьян и человека. Они способны к фиксации и расчленению предмета одной конечностью (рукой). Расчленение предмета здесь рассматривается как разновидность

[56] *Ухтомский А. А.* Учение о доминанте // Собр. соч.: В 6 т. Л., 1950–1952.

исследовательского поведения с целью получения информации о его внутреннем строении.

Таким образом, прогрессивное развитие дополнительных двигательных (не опорных) функций передних конечностей животных, их приспособленность к процессу манипулирования предметами служит мощным фактором психического развития животных.

Комфортное поведение (интравертное) является разновидностью манипулирования. Особенностью комфортного поведения выступает то, что в этом случае объектом манипулирования выступает собственное тело животного. К этому виду поведенческой активности относят и движения тела без пространственной направленности (смена ног при стоянии, переворачивание животного с одного бока на противоположный при лежании).

Комфортное поведение для удобства изучения может быть подразделено на несколько видов: очищение тела, потряхивание, почесывание о предмет, катание по субстрату (пыль, зола, песок, грязь), купание (в воде, золе, пыли). Комфортное поведение обеспечивает решение одной задачи — устранение состояния дискомфорта, которое развивается на основе антисанитарного состояния тела (пот, грязь, паразиты, мелкие травмы), а также в результате однообразного положения тела в пространстве и возникающей неравномерной нагрузке отдельных частей тела под влиянием сил гравитации. Кроме того, дискомфорт может развиться вследствие социальной активности животных, а также под влиянием неблагоприятных погодных явлений (дождь, град, снег, ветер).

Комфортное поведение распространено среди животных многих систематических групп. Но наиболее часто его можно наблюдать у насекомых и позвоночных животных. Так, пчелы вне работы (сбор нектара или пыльцы, кормление личинок, санитарная обработка гнезда и т. д.) большую часть свободного времени отдают уходу за своим телом. Данное явление известно в специальной этологической литературе как *груминг*.

Птицы в течение суток многократно занимаются грумингом и демонстрируют другие формы комфортного поведения. Так, куры на отдыхе перебирают перья, купаются в золе или придорожной пыли. После кормления они обязательно очищают клюв от остатков корма. Среди дня при возможности куры располагаются на солнце и, лежа на боку, вытягивают ноги и расправляют конечности. Солнечные ванны способствуют избавлению от паразитов, заживлению ран, улучшению обмена веществ (через синтез витамина D_3 в коже под влиянием ультрафиолетовых лучей). Устроившись на насесте в сумерках, куры повторяют груминг, прежде чем погрузиться в сон. Однако до того, как они засыпают, куры, как и другие птицы, многократно меняют положение тела на насесте в поисках наиболее удобной (комфортной) позиции.

В суточном балансе поведения млекопитающих комфортное поведение также занимает большой удельный вес. Скажем, лошади в состоянии покоя переминаются с ноги на ногу, меняют положение в состоянии лежа. Они же могут почесываться о столб или перекладину ограждения, валяться на земле при наличии зуда в области спины.

Кошки известны как чистоплотные животные, прежде всего благодаря тому, что очень много времени уделяют грумингу. В течение суток они многократно подвергают вылизыванию собственное тело. При этом животные пользуются не только языком, но и передними конечностями, которые предварительно обильно смачивают слюной. Кошки — одни из немногих животных, которые в состоянии обработать языком и лапами все части собственного тела, включая такие труднодоступные участки, как спина, затылок, хвост и даже ушные раковины.

Комфортное поведение инстинктивно, что доказывается его видоспецифичностью, т. е. генетической запрограммированностью.

Видоспецифичны и позы отдыха и сна. В соответствующей главе мы обсуждаем этот вопрос детально. Здесь же обращаем внимание на врожденный характер данных этологических явлений. При изучении поведения зубра, бизона и их гибридов у животных обнаружили 107 видотипичных поз. Но интересны следующие наблюдения. Только бизон в положении стоя способен вылизать весь хвост от кончика до основания. Зубр до корня хвоста не дотягивается. В то же время лишь зубр может в положении стоя вылизать полностью свое бедро. Бизон этого не делает.

Интересно, что у телят зубра и бизона видовых различий комфортного поведения очень мало. Видовые различия груминга у них формируются на поздних стадиях онтогенеза.

С другой стороны, у гибридов зубра и бизона можно наблюдать признаки комфортного поведения обоих видов. Другими словами, арсенал поз и действий комфортного поведения гибридов богаче по сравнению с исходными формами.

Перцептивная психика базируется на хорошо развитых анализаторах. Характерной особенностью всех представителей животного мира является активное использование химического анализатора во взаимоотношениях индивидуума с внешней средой. Химический анализатор является самым древним и включает ольфакторную (обонятельную) рецепцию, вкусовую рецепцию и так называемое общее химическое чувство. В последнем случае имеется в виду свойство животных распознавать отдельные химические стимулы (CO_2, pH, K^+, Na^+). Такую способность проявляют водные животные, например рыбы, а также многие земноводные. Органы химической рецепции хорошо развиты у всех животных независимо от их эволюционной организации и среды обитания. Однако высокая химическая чувствительность животных больше связана с сенсорной психикой.

Для образного восприятия окружающего мира нужны дополнительные системы взаимодействия с внешней средой. Необходимым условием сложной психики является наличие у животного хорошо развитого зрения. Зрительный анализатор обеспечивает предметное восприятие, включая восприятие формы. Все позвоночные животные способны именно к такому восприятию внешнего мира благодаря зрению. Эволюционная потеря зрения приводит к обеднению психики животного. Доказательством тому служат пещерные (слепые) рыбы, подземные животные (кроты), т. е. животные, хорошо адаптированные к специфическим условиям жизни и совершенно беспомощные среди большинства других своих сородичей.

Как уже отмечалось, перцептивная психика закладывается уже у рыб. Рыбы способны к предметному восприятию. Так, аквариумные рыбы узнают человека, который их регулярно кормит. Рыбы отличают круг от треугольника. Однако перцептивная психика рыб достаточно примитивна. Если квадрат поставить на угол, то рыбы перестают распознавать квадрат и путают его с кругом. Нельзя назвать гибкой и перцептивную психику амфибий, пресмыкающихся, а также птиц. Например, у кур встречаются те же проблемы распознавания формы предмета, что и у рыб. Представители класса млекопитающих справляются с подобными задачами без труда.

То, что психика млекопитающих намного сложнее и гибче, доказывают опыты с отсроченными стимулами. Животному позволяют отыскивать спрятанный корм спустя некоторое время после его предъявления. С такой задачей легко справляются такие животные, как обезьяны, собаки, кошки, свиньи. Птицам и тем более рыбам такие задачи не по силам. Успешное решение задачи производится на отсутствующий стимул, что возможно лишь

при наличии у животного чувственных представлений.

Экспериментально доказано, что высшие позвоночные животные реагируют на корм, а низшие — на кормушку с кормом. В опытах с отсроченными стимулами с использованием обезьян в качестве объекта наблюдений у животных на виду прятали банан, который впоследствии незаметно заменяли на капусту. Понятно, что банан и капуста имеют разный уровень привлекательности для обезьяны. Обезьяна быстро находила корм, но, обнаружив на месте захоронения не вкусный банан, а капусту, бурно протестовала визгом, гримасами, а затем продолжала поиск исчезнувшего банана. Подобное поведение характерно и для собак, свиней, дельфинов. Это примеры *когнитивного* (познавательного) поведения. В приведенных примерах для успешного решения задачи от животных требуется мысленное представление (образ) спрятанного предмета.

К разряду когнитивного поведения можно отнести и поведение животных в лабиринте, где быстрое решение поставленной задачи методом проб и ошибок невозможно. Наличие у крысы пространственного «плана» лабиринта позволяет ей решать задачи, поставленные экспериментатором, очень быстро, без лишних действий — посещения заведомо пустых коридоров лабиринта.

Примером когнитивного поведения можно считать и работу служебных собак — поиск преступника по следу и его задержание, выборку вещи, поиск наркотиков и оружия. Во всех этих случаях собака отыскивает объект (вещество) с определенными свойствами, т. е. собаке задается некий образ, который она и держит в голове. При следовой работе собака не бросается на первого попавшегося на ее пути человека. Так же и при выборке животные отыскивают и выбирают из множества предметов только тот, образ которого им задан. Обоняние у собаки служит основой для поискового поведения. Но на завершающем этапе решение задачи происходит на базе афферентного потока, поступающего от зрительного анализатора. Скажем, если собака вышла по следу на источник заданного ей запаха, но вместо человека обнаружила укрытие или автомобиль, она испытывает разочарование, подобно той обезьяне с исчезнувшим бананом.

В основе когнитивного научения зачастую лежат условные рефлексы второго и более высокого порядка. В раннем онтогенезе позвоночных животных велика роль более простых форм научения, таких как импринтинг, подражание, упражнение.

Импринтинг (запечатление). Явление детально изучено К. Лоренцем. Особенно ярко импринтинг проявляется у птиц, прежде всего выводковых. Данный способ научения выгоден прежде всего зрелорождаемым видам животных. Он гарантирует быстрое и своевременное узнавание матери и представителей своего вида. Импринтинг оказывает большое влияние на формирование личного опыта позвоночных животных в ранний постнатальный период.

Подражание. Данный способ приобретения личного опыта тесно связан с импринтингом и реакцией следования. Поэтому многие исследователи небезосновательно считают подражание частным случаем импринтинга. Научение путем подражания часто называют *имитационным научением*, имея в виду, что индивидуальное формирование новых форм поведения у животного происходит в результате не-



Рис. 93
Подражание материнскому поведению у козленка

посредственного восприятия и копирования действий других особей.

Козлята охотно копируют поведение своей матери. На рис. 93 показано, что, когда взрослая коза оглядывается назад, ее действия повторяет и козленок.

Как всякое научение, подражание может быть облигатным (видоспецифичным) и факультативным. Первое обеспечивает молодежь репертуарными действиями своего вида. Этот способ научения можно наблюдать у стайных рыб, выводковых птиц, стадных животных. Приобретаемые путем подражания навыки позволяют молодняку распознавать представителей своего вида, отыскивать пищевые объекты, адекватно реагировать на появление опасности. Например, ягнята и козлята первых дней жизни подражают матери на пастбище — совершают захват ртом травы. Однако траву в это время они еще не едят. Но совершая такие действия, они научаются отыскивать кормовые виды растений и определять их съедобность. Факультативность данного поведения ягнят подтверждают эксперименты. Ягнята и козлята, выращенные до 5-месячного возраста на молочно-концентратной диете изолированно от взрослых животных, на пастбище первое время не проявляли интереса к траве. Однако при выпасе вместе со взрослыми животными через некоторое время они начинали им подражать — хватать траву, но не есть ее. Спустя какое-то время козлята и ягнята научились питаться на пастбище.

Цыплята повторяют клевательные действия за наседкой. Вначале они клюют все мелкие и округлые предметы, т. е. объекты, похожие на зерна. Но вскоре научаются отличать съедобное от несъедобного. У выводковых птиц подражание имеет большое значение для формирования видотипичного поведения. Так, цыплята, насиженные уткой, могут, подражая суррогатной матери, броситься за ней в воду.

Подражание у хищных млекопитающих формирует охотничье поведение. Так, котята учатся выслеживать жертву и умерщвлять ее. Многократные повторения этих действий в коллективных играх котят превращают их в искусных охотников.

Многие животные путем подражания приобретают очень сложные поведенческие формы. Так, некоторые виды птиц, а также обезьяны через подражание научаются строить гнезда.

Факультативное научение через подражание описано у птиц (пение), кошек, собак, обезьян. Ярким примером этого явления могут служить говорящие птицы — попугаи, вороны, скворцы. Замечено, что молодняк ворон, подражая старшим, начинает клевать различные предметы с помоек и в конце концов научаются находить предметы с остатками пищи (консервные банки, бутылки). Котята и щенки подражают родителям при встрече с незнакомцем. Котята при этом могут шипеть, U-образно изгибать спину, надувать трубой хвост. Щенки, подражая старшим, рычат и лают. Щенки мужского пола, глядя на взрослых кобелей, пытаются помочиться «по-взрослому», поднимая заднюю ногу. Обезьяны, вероятно, обладают наиболее развитыми способностями к факультативному научению через подражание. Именно этим можно объяснить их склонность водружать на нос очки, надевать на голову шляпу или брать в рот сигареты. Исследователи сообщают, что шимпанзе, подражая человеку, пытаются «читать» газеты и книги. Последние примеры научения через подражание имеют сугубо факультативное назначение.

Таким образом, подражание позволяет животным существенно обогатить свой личный опыт. Путем подражания не могут формироваться лишь инструментальные навыки животных. Однако этот тезис относится хоть и к абсолютному большинству животных, но все-таки не ко всем. В случае наличия у животного высокоразвитой перцептивной психики возможно и инструментальное научение животных через подражание. Именно такие случаи

описаны учеными, работающими с приматами. Так, некоторые обезьяны научаются открывать клетку ключом, подражая при этом человеку. Молодые обезьяны путем подражания старшим научаются доставать пищу при помощи других предметов (палки).

Упражнение (тренировка). Ряд поведенческих навыков животных как облигатного, так и факультативного характера формируются под влиянием многократно повторяющихся действий, т. е. тренировки, которую можно рассматривать как врожденный метод приобретения личного опыта. Приведем несколько примеров.

Бельчата, выращенные до 66-дневного возраста в неволе и не видевшие орехов, вначале прокусывают орехи бессистемно, т. е. каждый раз в разных местах ореха. Через определенное количество попыток вскрытие ореха оптимизируется: все белки прогрызают скорлупу в строго определенном месте ореха, чем облегчают извлечение ядрышка.

Надо подчеркнуть, что упражнение как метод научения широко представлен в играх молодняка. Так, путем упражнений сложные локомоции, связанные с добыванием пищи, защитой от нападения, половыми рефлексами, отрабатываются молодью рыб, птиц и млекопитающих. Естественно, что сложность тренируемых локомоций возрастает по мере развития молодняка.

Ласка убивает свою жертву (мышь, крысу) всегда одинаково. Она наносит молниеносный укол острым и относительно длинным клыком в основание черепа своей жертвы, чем вызывает временный паралич животного. Ласка, выращенная в неволе и изоляции от соплеменников и не имевшая возможности охотиться на грызунов, при первой встрече с жертвой убивает ее неумело. Она наносит многочисленные укусы в самые разные части тела, что небезопасно для маленького хищника в случае нападения, скажем, на крупную крысу. Однако через какое-то количество повторений ласка начинает убивать свою жертву стереотипично — как все — при помощи молниеносного укола клыком в основание черепа.

П. Скотт лишал голубей возможности летать с момента выклева до 5-летнего возраста. Интересно, что узники, оказавшись на воле, полетели с первой попытки. Однако полет голубей был неуклюжим. Они не смогли нормально приземлиться, и были не в состоянии взлететь при ветре. Только после многократных упражнений (повторений) они освоили технику полета. Тем не менее, неуклюжесть их локомоций до конца не была преодолена. Очевидно, что упражнения видотипичных локомоций доводят их до совершенства только в случае, когда тренировки происходят на определенном (раннем) этапе онтогенеза.

Таким образом, можно заключить, что даже многие врожденные поведенческие стереотипы нуждаются в своевременных упражнениях (тренировках).

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС

Все формы ассоциативного научения предполагают образование условного рефлекса. Поскольку условные рефлексы возникают в определенных условиях и, строго говоря, не обязательны для всех представителей вида, то они определяют индивидуальность поведения животных. Безусловные рефлексы и таксисы обеспечивают жесткую связь животного со средой, в которой оно живет. Условные рефлексы создают пластичную основу для взаимоотношений индивидуума со средой обитания.

Существует несколько схем классификации условных рефлексов.

И. П. Павлов и Б. Скиннер использовали различные методики выработки условного рефлекса. В результате долгое время продержалось деление условных рефлексов на *классические* (павловские) и *инструментальные*. Классический условный рефлекс вырабатывается при предъявлении животному условного раздражителя с последующим предъявлением подкрепля-

ющего раздражителя. Так, например, в классическом павловском слюноотделительном рефлексе включение звонка подкрепляется дачей собаке пищи.

На этапе выработки условного рефлекса подкрепление условного стимула натуральным безусловным раздражителем обязательно и не связано с тем, будет ожидаемая реакция (слюноотделение) или нет. После нескольких повторений опыта у собаки усиленное слюноотделение происходит в ответ на предъявление условного раздражителя (звонок) без подкрепления пищей.

В приведенном примере классический рефлекс имеет эффекторную фазу в форме вегетативной реакции — слюноотделения. Однако это необязательное свойство классического условного рефлекса. Он может иметь и другие поведенческие проявления — локомоции, сосудодвигательные реакции.

Если периодически условный раздражитель не подкреплять безусловным, происходит угасание условного рефлекса, поскольку условный раздражитель утрачивает свое первоначальное значение. Это явление известно и как *угасательное торможение*. Угасательное торможение защищает организм от бесполезных адаптаций и высвобождает нервные структуры для того, чтобы обеспечивать адекватные реакции животного организма на изменения, происходящие во внешней среде.

Инструментальный условный рефлекс предполагает обязательное выполнение животными определенных движений с участием опорно-двигательного аппарата (как правило, конечностей или головы). Только после выполнения той или иной двигательной реакции животное получает вознаграждение в форме положительного подкрепления (или избавления от действия отрицательного стимула). Таким образом, инструментальный условный рефлекс характеризуется активным поведением животного на предъявление условного раздражителя (рис. 94).

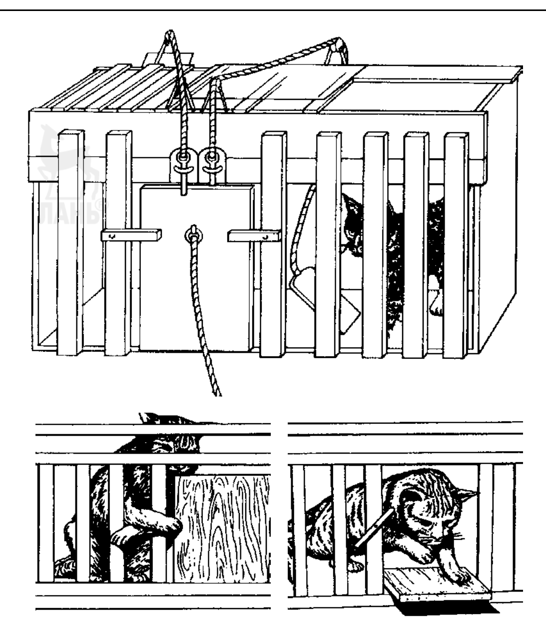


Рис. 94
Схема выработки инструментального условного рефлекса по Е. Л. Торндайку и Ф. Скиннеру

Фактически, инструментальный рефлекс — это частный случай классического условного рефлекса. В инструментальном условном рефлексе животное получает подкрепление (пищу или избавление от неволи) только после выполнения определенного двигательного акта. При этом время рефлекса от опыта к опыту сокращается. Первое решение задачи является результатом случайного поиска (метод проб и ошибок): кошка случайно нажимает на рычаг и открывает дверцу клетки.

Во второй раз животное затрачивает меньше времени на то, чтобы открыть дверцу. А после некоторого количества опытов кошка затрачивает минимум времени и движений для того, чтобы выбраться из клетки.

Условные рефлексы можно подразделять по характеру ответной реакции на двигательные, сосудодвигательные и секреторные.

По биологическому значению условные рефлексы классифицируют на пищевые, половые, оборонительные. В этом случае

в их основе будут лежать соответствующие врожденные рефлексы.

Еще один принцип классификации условных рефлексов базируется на том, какой модальности условный раздражитель и какая сенсорная система используются при их формировании. В связи с этим можно говорить о зрительных, обонятельных, слуховых, тактильных, термических условных рефлексах.

Наконец, условные рефлексы классифицируют и по тому, на какие рецепторы — экстерорецепторы, интерорецепторы или проприорецепторы — воздействует условный раздражитель при выработке условного рефлекса. Соответственно такие условные рефлексы будут называться *экстерорецептивными* (например, рефлексы на различные звуки, запахи), *интерорецептивными* (например, рефлексы, вызванные раздражением слизистой желудка, влагалища, прямой кишки) или *проприорецептивными* условными рефлексами (например, при раздражении мышечных веретен или рецепторов суставов конечностей).

Экстерорецептивные рефлексы обслуживают процесс взаимодействия животного со средой обитания. Зачастую от них зависит выживание индивидуума. Поэтому они формируются за более короткий промежуток времени и при меньшем количестве безусловных подкреплений. Так, большинство экстерорецептивных двигательных условных рефлексов собак устанавливаются после 5–20 подкреплений, а на выработку интерорецептивного условного рефлекса у той же собаки потребуется от 50 до 150 безусловных подкреплений, т. е. на порядок больше. Интерорецептивные условные рефлексы связаны с поддержанием постоянства внутренней среды (гомеостаза). Они не требуют и не могут обеспечить высокой скорости образования временных связей, поскольку в их эффекторной реализации задействуются многие звенья, включая медленные (на фоне локомоций) биохимические реакции.

Образование условного рефлекса проходит несколько стадий. В самом начале при сочетанном предъявлении условного и безусловного стимулов прежде всего развивается *ориентировочная реакция*. На этой стадии отмечается повышение электрической активности нейронов головного мозга. Особенно выражен этот процесс в проекционных зонах коры двух сочетаемых раздражителей. Ориентировочная реакция предельно обостряется при наличии доминанты (пищевой, половой, материнской и др.). Доминанта повышает реактивность нервной системы на раздражители различной модальности.

После первых сочетаний условного и безусловного раздражителей в центральной нервной системе возникает явление *генерализации*, т. е. некоторое время все индифферентные стимулы воспринимаются равно условными. Лишь при многократных сочетаниях одного и того же условного раздражителя с безусловным натуральным раздражителем происходит его избирательная рецепция как биологически более значимого фактора среды. Эта стадия известна как *специализация*.

МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Центральным элементом в механизме выработки условного рефлекса является образование временных связей между отдельными функционально обособленными группами нейронов. И. П. Павлов был первым исследователем, который экспериментально подтвердил факт образования временной связи в процессы выработки условного рефлекса и попытался определить топографию этого процесса. Его первые исследования говорили о том, что временные связи образуются в коре больших полушарий между группой нейронов, воспринимающих действие условного раздражителя и корковым представительством центра безусловного рефлекса. Безусловный раздражитель, имеющий нервный центр в подкорковых образованиях голов-

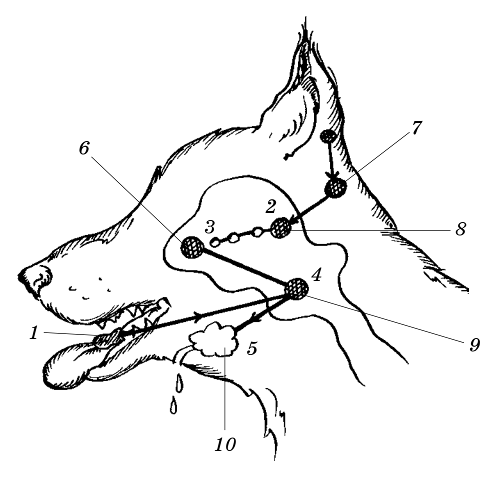


Рис. 95

Схема образования временной связи в коре больших полушарий головного мозга:

2–3 — временная связь в коре между представительствами слухового рецептора и центра слюноотделения; *1–4–5* — дуга безусловного рефлекса слюноотделения; *2–3–4–5* — дуга образовавшегося условного рефлекса слюноотделения; *6* — корковый центр слюноотделения; *7* — слуховые рецепторы; *8* — слуховая проекционная зона; *9* — центр слюноотделения; *10* — слюнная железа.

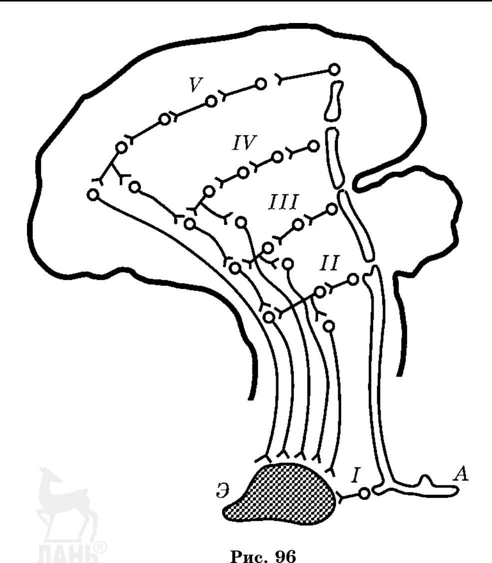


Рис. 96

Схема, иллюстрирующая многоуровневый характер дуги рефлекса (по Э. А. Асратяну):

Э — эфферентная клетка; *А* — афферентная клетка; *I–II–III–IV–V* — центральная многоуровневая часть дуги; *V* — корковое звено дуги (проекция) безусловного рефлекса.

ного мозга, обязательно имеет свое представительство еще и в коре больших полушарий. Принципиальная схема образования временной связи в коре больших полушарий представлена на рис. 95.

Более поздние исследования показали, что выработка условных рефлексов возможна и у декортицированных животных (собак, кошек). У низших позвоночных кора не развита и временные связи образуются в других (подкорковых) структурах головного мозга. Так, у птиц и пресмыкающихся к механизму установления временных связей имеет отношение полосатое тело. Образование временных связей при выработке условных рефлексов у представителей класса рыб происходит в мозжечке и среднем мозге.

Однако даже у низших позвоночных под термином «временная связь» скрывается сложное многоуровневое явление. Фактически при выработке условного рефлекса временная связь устанавливается между корковыми (или мозжечковыми, диэнцефальными высшими структурами) представительствами двух безусловных рефлексов. Условный рефлекс представляет собой результат синтеза двух и более безусловных рефлексов.

Рефлекторная дуга безусловного рефлекса, по данным Э. А. Асратяна[57], представляет собой многоуровневое образование, где нервные элементы коры составляют центральную часть этой дуги. Однако, помимо коры, она включает структуры спинного мозга, продолговатого мозга, ствола, среднего мозга, а также подкорковых образований (рис. 96).

Следовательно, и корковая временная связь условного рефлекса — это лишь часть морфофункциональных изменений, возникающих в центральной нервной системе в процессе выработки условного рефлекса. Временные связи возникают и между отдельными центрами подкорковых структур.

Поэтому образование условных рефлексов происходит и у собак, лишенных коры.

[57] *Асратян Э. А.* Рефлекторная теория высшей нервной деятельности. Избранные труды. М., 1983.

Правда, такие рефлексы достаточно просты. Это условные рефлексы на свет или на звук. Инструментальные условные рефлексы, требующие активизации двигательной коры, выработать у животных с поврежденной корой невозможно.

Образование временных связей между отдельными структурами головного мозга происходит и по вертикали, т. е. имеет место замыкание электрических цепей между корой и подкорковыми структурами. Временные условные связи образуются между группами нейронов в коре и лимбической системе, между корой и базальными ганглиями, между корой и ретикулярной формацией. Поэтому многие условно-рефлекторные реакции животных имеют яркую эмоциональную окраску (через лимбическую систему) и активизируются с пробуждением животного (влияние гипоталамуса и ретикулярной системы).

Скорость и сила условных связей зависит от уровня возбудимости нервной системы. И. П. Павлов отмечал, что образование условных рефлексов происходит только в состоянии бодрствования животного. Позже Ю. Конорский[58] выделил два вида деятельности центральной нервной системы в процессе образования условного рефлекса: подготовительную и исполнительную. Первый связан с мотивационным состоянием животного, а второй — с собственно условно-рефлекторной активностью.

Некоторые исследователи подготовительную деятельность склонны рассматривать как фазу тонических рефлексов. Имеется в виду, что обстановка, в которой происходит выработка условного рефлекса, равно как и внутреннее мотивационное состояние животного, придают определенный тонус нервным центрам, которые будут участвовать на стадии исполнения рефлекса.

[58] *Конорский Ю.* Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС И ДОМИНАНТА

В 20-е гг. XX столетия выдающийся русский физиолог А. А. Ухтомский сформулировал основные положения учения о доминанте, которую часто называют «ключом» к пониманию условного рефлекса.

Доминанта — *временный очаг господствующего возбуждения, подавляющий другие центры и обеспечивающий развитие строго определенной поведенческой реакции в ответ на большинство внешних и внутренних раздражителей.* Доминанта возникает как функциональное объединение нервных центров на всех этажах центральной нервной системы от коры и ниже. По определению А. А. Ухтомского, доминанта есть принцип деятельности нервной системы, благодаря которому происходит концентрация всех функциональных возможностей организма (нервных, гуморальных, двигательных) для достижения цели, заданной мотивационным состоянием животного в данный момент. Благодаря доминанте организм освобождается от побочной и менее значимой на данный момент активности.

Доминирующий центр обладает обширным рецептивным полем. Афферентный поток от самых различных сенсорных систем подвергается суммации в доминирующем очаге и приводит к росту напряжения в нем и временно́му удержанию этого напряжения. В результате создается высокий тонический уровень активности центральной нервной системы, что благоприятствует образованию условного рефлекса. Корковый очаг возбуждения от условного раздражителя иррадиирует во всех направлениях, но наиболее легко акцептируется доминантным очагом возбуждения. Явление доминанты воспроизводится в специальных экспериментах. Так, В. С. Русинов (1987)[59] методом прямой электрической стимуляции

[59] *Русинов В. С.* Доминанта как фактор следообразования в центральной нервной системе // Механизмы памяти. Л., 1987.

отдельных участков коры создавал искусственные очаги устойчивого возбуждения (доминанту). При формировании такой искусственной доминанты в двигательной коре животные совершали ожидаемые локомоции при воздействии на них индифферентными раздражителями (светом, звуком). Причем собственно поляризация моторной коры не сопровождалась двигательными реакциями животного. Искусственно инициированная доминанта сохранялась достаточно длительное время (часы и даже дни).

Считается, что наличие доминанты и ее элиминация как результат образования временной связи является основой быстрого научения. Имеется в виду, что на фоне доминанты условные рефлексы вырабатываются после одного или двух сочетаний условного и безусловного раздражителей.

Следовательно, доминанта и условный рефлекс — явления взаимосвязанные. Доминанта облегчает образование временных (условных) связей. Условный рефлекс, в свою очередь, способствует срочному элиминированию дискомфортного состояния и поддержанию постоянства внутренней среды, о нарушении которого сигнализирует доминанта.

Когда временные связи устанавливаются между условным и безусловным раздражителями, формируется условный рефлекс первого порядка. В случае, когда роль подкрепляющего стимула выполняет условный раздражитель, запускающий стойкий условный рефлекс, вырабатывается условный рефлекс второго порядка. На базе условного рефлекса второго порядка может быть выработан условный рефлекс третьего порядка и т. д. Чем сложнее организована психика животного, тем более сложные цепи условных рефлексов ему доступны. Например, для собаки свойственны условные рефлексы второго и третьего порядка. Психика человека позволяет вырабатывать у большинства людей условные рефлексы восьмого–десятого порядка.

10.3. НАУЧЕНИЕ БЕЗ ПОДКРЕПЛЕНИЯ

И. П. Павлов посвятил изучению условных рефлексов многие годы своей творческой жизни. Тем не менее он признавал, что рефлекторная теория не в состоянии объяснить многие поведенческие явления животных. В отдельных ситуациях животные приобретают личный опыт, используя механизмы, которые лежат за пределами схемы образования классического или инструментального условного рефлекса.

В ряде случаев животные приобретают сложные индивидуальные адаптации, не получая при этом положительного или отрицательного подкрепления. Сюда можно отнести такие явления, как латентное научение, условно-рефлекторное избегание стимулов, имитационное поведение, инсайт, отсроченные реакции, игровое самообучение.

Латентное научение. Этот тип научения был обнаружен при изучении поведения животных в лабиринте. Оказалось, что крысы исследуют лабиринт без всякого подкрепления: из любопытства. Предварительно ознакомившиеся с лабиринтом животные быстрее научаются решать задачи с подкреплением. Данный тип научения имеет широкое распространение среди животных с развитым чувством «хоуминга». Под этим термином подразумевают способность животных находить путь к своему дому. Хоуминг характерен для многих насекомых (пчел, муравьев, ос, шмелей), птиц (например, почтовых голубей) и млекопитающих (лошадей, собак, в меньшей мере кошек). Все эти животные, попав в незнакомую среду, изучают обстановки без всякого подкрепления. Они создают в голове своеобразные схемы местности — *когнитивные карты*, — на основании которых оптимизируют свое поведение при возвращении домой.

Условно-рефлекторное избегание неблагоприятных стимулов. У всех видов животных можно наблюдать врожденное свойство избегать контактов с отрицательными стимулами. Но чтобы оно возникло, животному требуется некоторый опыт (личный или коллективный). Так, синантропные животные после первого же знакомства с отравленными приманками тщательным образом избегают контакта с ними и даже мест, в которых отрава была разложена, а для крыс личный опыт контактирования с неблагоприятным фактором необязателен. Им достаточно иметь контакт с животными, пострадавшими от этого стимула.

Условно-рефлекторное избегание неблагоприятных факторов можно наблюдать у многих животных. Например, собака автора миттельшнауцер до конца жизни (до 15-летнего возраста) проявляла реакцию избегания жаб, ос и пчел, хотя имела единичный опыт контактирования с этими животными в щенячьем возрасте.

Между классическим условным рефлексом и реакцией избегания существует большая разница. В случае с избеганием приманки условный раздражитель (приманка) и отрицательное подкрепление (признаки токсикоза, включающие плохое самочувствие) разобщены во времени и пространстве. Другой характерной чертой условно-рефлекторного избегания является то, что условно-рефлекторное избегание не нуждается в периодическом подкреплении и не подвержено угасательному торможению.

Явление условно-рефлекторного избегания без подкрепления широко распространено в природе. Но оно часто остается незамеченным, поскольку реакция избегания проявляется в форме кажущегося отсутствия внимания к потенциальному источнику опасности.

Имитационное научение. Данный тип научения включает два вида приобретения новых поведенческих паттернов. В раннем онтогенезе широкое распространение получило явление *подражания*, о чем уже упоминалось выше. Особо развиты способности к подражанию у певчих птиц, врановых, а также у попугаев.

Не лишены этого свойства и млекопитающие. Однако помимо подражания, у представителей класса млекопитающих проявляется другая форма имитационного научения. Она получила название *викарного научения*. Под этим термином принято понимать копирование животными сложных поведенческих явлений, которые обеспечивают достижение определенной цели. Причем зачастую викарное научение представляет собой самый эффективный способ решения задачи в конкретной обстановке. Типичным и наиболее ярким примером викарного научения можно считать имитацию орудийной деятельности у высших приматов. Скажем, если один шимпанзе освоил использование палки для добывания бананов, то другая обезьяна наверняка начнет повторять действия более смышленого соплеменника.

Не лишены способностей к викарному научению и собаки. Эту способность используют дрессировщики для научения животных сложным формам поведения. Молодую собаку посылают выполнять задачу следом за более опытной. Так быстро научают собак преодолевать полосу препятствий. Некоторые собаки научаются следовой работе по этой схеме.

Отсроченные реакции. При наличии хорошей памяти и сильной мотивации животные решают сложные задачи без немедленного подкрепления. Особенно успешно этим способом решаются задачи, связанные с поиском спрятанного на виду у животного лакомства. Животное видит, куда прячут приманку, но не имеет возможности сразу же ее отыскать. Животному позволяют это сделать спустя некоторое время. Животные хорошо помнят, где прятали приманку, и при первой же возможности направляются именно в это место. Если в отсутствие животного при-

манку перепрятать, то у обезьян это вызывает недовольство и протест.

Собаки в такой ситуации ведут себя более уравновешенно. Они начинают искать лакомство в других местах. Все эти опыты свидетельствуют о том, что у животных длительное время сохраняется представление о лакомстве и месте, в котором оно было спрятано.

Собаки обладают долгосрочной, длящейся годами памятью на захороненные приманки. Автор со своей собакой некоторое время жил в деревне. Собака принесла домой со скотомогильника телячью бедренную кость. Кость испускала сильный неприятный запах, поэтому была отобрана у собаки и закопана в огороде. За процедурой захоронения лакомой находки с тоской через оконное стекло наблюдала собака. Затем собаку увезли в город. На следующее лето собаку вновь привезли в деревню. Первым делом, которое сделал миттельшнауцер по приезде спустя 12 месяцев, был поход в огород за закопанной костью.

Игровое самообучение. У всех животных заложены программы научения за счет самообучения. Эти программы позволяют интегрировать в единые биологически целенаправленные поведенческие акты врожденные способности и приобретаемые навыки. Игра, в которой многократно повторяются одни и те же действия животного, приводит к оптимизации локомоций молодняка. Котенок, играя с полуживой мышью, научается правильным приемам захвата и умерщвления жертвы. Молодые обезьяны через игры с предметами научаются орудийным навыкам. Молодые петушки периодически совершают движения, характерные для взрослых петухов: подскакивают на месте, принимают угрожающие позы, атакуют воображаемого противника шпорами. Во всех этих случаях животные самообучаются в игре. Процесс научения протекает без подкрепления.

У животных со сложной перцептивной психикой исследователи наблюдают

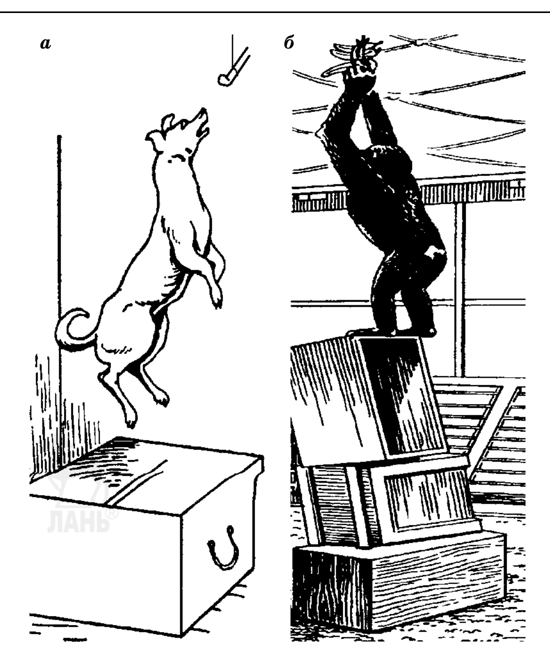


Рис. 97
Инсайт как способ решения проблемной задачи собакой (а) и обезьяной (б)

и такое явление, как инсайт, или озарение. Под этим явлением понимают способ решения сложной задачи без запускающего рефлекс раздражителя. *Инсайт — внезапное решение задачи без предварительных проб и ошибок.*

В проблемной ситуации животные некоторое время не совершают никаких действий, однако вскоре демонстрируют поведенческие адаптации на основе своего прошлого опыта, который они никогда в создавшейся проблемной ситуации еще не применяли. Так, шимпанзе в опытах Келера доставали банан при помощи соединенных вместе палок. Собаки также могут демонстрировать озарение в проблемных ситуациях. На рис. 97 показано, как собака[60] достает подвешенную кость, а обезьяна[61] банан, предварительно подставив ящики.

Литературные свидетельства инсайта немногочисленны и относятся исключительно

[60] *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972.

[61] *Батуев А. С.* Высшая нервная деятельность. СПб., 2002.

к высшим позвоночным с тонкой психикой — приматам, в меньшей степени к собакам, китообразным. Нейрофизиологические механизмы инсайта остаются неясными. Не исключено, что научение типа инсайт сопряжено с условно-рефлекторной деятельностью высокого порядка. Однако проследить эти связи очень сложно: экспериментальное моделирование этого сложного процесса пока невозможно.

На определенной стадии своего развития животные становятся способными улавливать причинно-следственные отношения между явлениями окружающей среды, т. е. для животных характерна рассудочная деятельность. От условного рефлекса рассудочная деятельность отличается тем, что животное не только отвечает на действие раздражителя, но и предвидит несколько вариантов ответа. Причем реакции могут иметь отсроченный или даже упреждающий характер.

Одним из первых исследователей, кто не просто осмелился заявить о зачатках разума у животных, но попытался представить экспериментальные доказательства его наличия у животных, был профессор Московского Государственного университета Л. В. Крушинский. Изучая поведение

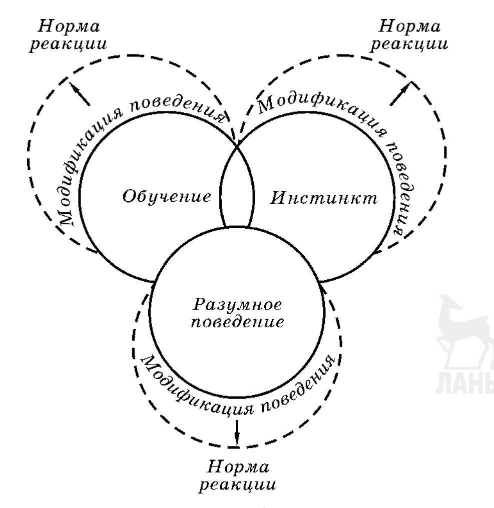


Рис. 98
Схема соотношения рассудочной деятельности, инстинктивного поведения и научения (по Л. В. Крушинскому, 1977)

служебных собак, он пришел к заключению, что по мере развития личного опыта в процессе онтогенеза у многих собак возникают поведенческие реакции, которые не укладываются в рамки инстинктивного поведения и не поддаются объяснению с традиционных позиций научения. Поведение животных лишь для удобства изучения подразделяют на врожденное и приобретенное. На уровне системной организации поведенческого акта эти разные по происхождению адаптации тесно переплетаются, а на их основе возникает нечто новое. На рис. 98 показано взаимопереплетение врожденных поведенческих стереотипов и индивидуально приобретаемых адаптаций, синтез которых и представляет основу для разума. Каждая из этих составляющих поведенческого акта имеет свою «норму реакции».

Норма реакции — это степень изменчивости той или иной составляющей элементарного поведенческого акта, которая задается генотипом животного.

Величина нормы реакции (ее пределы) зависит от уровня эволюционной организации животного, особенностей среды обитания и от генотипа особи.

Л. В. Крушинский считал, что свидетельством зачатков рассудочной деятельности может быть способность животных к экстраполяции своих действий в связи с движением корма. Л. В. Крушинский исходил из того, что так называемые экстраполяционные рефлексы отражают способности животных к выявлению причинно-следственных отношений между отдельными стимулами, а также стимулами и внешней средой, т. е. служат доказательством элементарной рассудочной деятельности.

В экспериментах использовались животные с разным уровнем развития психики: голуби, утки, куры, вороны, сороки, кролики. Все эти животные демонстрировали разный уровень способностей предугадывать (экстраполировать) наступление события. Эта способность отсутство-

вала у голубей и была хорошо развита у врановых птиц. Кролики демонстрировали одинаковые с курами способности к экстраполяции событий.

Ученый заключил, что «при помощи экстраполяционных рефлексов, осуществляющихся в результате быстро образующихся ассоциаций между раздражителями и внешней средой, достигается возможность элементарного предусмотрения наступления события будущего не только в относительно стабильных, «привычных» для животного условиях, но и в среде с многообразными изменениями отношений между раздражителями»[62].

До Л. В. Крушинского предположения о наличии элементов рассудочной деятельности высказывали и другие исследователи. Так, Н. Н. Ладыгина-Котс воспитывала в своей семье вместе с собственным ребенком детеныша шимпанзе того же возраста. Она констатировала у обезьяны наличие поведенческих явлений, необъяснимых с позиции рефлекторной теории. Обезьяна проявляла способности к анализу информации и принятию решений на основе рассудочной деятельности. Эти выводы подтверждались в экспериментах на обезьянах, которые проводил и W. H. Thorpe[63].

Рассудочную деятельность у животных допускал и такой авторитетный исследователь поведения и психики животных, как J. Konorski[64].

При анализе орудийной деятельности обезьян И. П. Павлов писал: «когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, то это условным рефлексом назвать нельзя. Это есть случай образования знания, уловления постоянной связи между вещами... то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т. д.»[65].

Таким образом, абсолютно нет оснований говорить о том, что рассудочная деятельность — привилегия только лишь вида Homo sapiens. Животные с тонкой психикой имеют высокоадаптивные поведенческие проявления не в последнюю очередь благодаря наличию элементов рассудочной деятельности.

10.4. ПАМЯТЬ КАК ОБЯЗАТЕЛЬНОЕ УСЛОВИЕ ПРИОБРЕТЕНИЯ ЛИЧНОГО ОПЫТА

Научение и расширение личного опыта стало возможным благодаря уникальному свойству нервной системы — свойству сохранять поступающую информацию. Нейроны мозга, имеющие отношение к научению, обладают свойством определенным образом изменяться под влиянием поступающей афферентации. Эти изменения относятся к электрическому состоянию клеток, биохимическим процессам и даже к морфологии нейронов, т. е. в результате процесса научения животного афферентный поток изменяет морфофункциональное состояние нейронов мозга. В конечном счете эти изменения предопределяют усвоение, хранение и возможность воспроизведения информации. Таким образом, процесс научения и явление памяти имеют единую морфофизиологическую основу.

Память — способность животных воспринимать, сохранять и воспроизводить информацию о ранее воздействовавших на них стимулах.

Во временном формате память подразделяют на кратковременную, промежуточную (лабильную) и долговременную.

Некоторые исследователи на этапе, предваряющем кратковременную память,

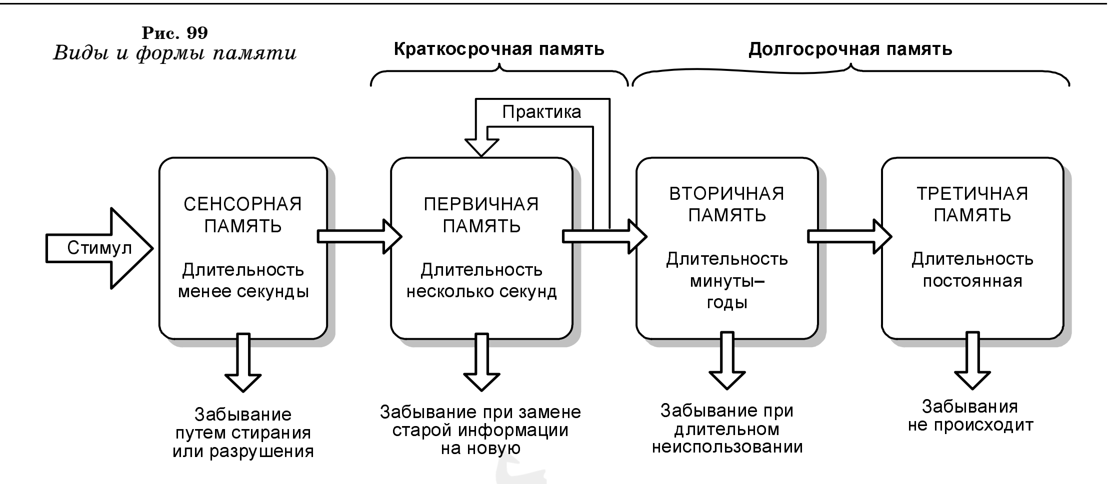
[62] *Крушинский Л. В.* Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960. С. 233.

[63] *Thorpe W. H.* Learning and instinct in animals. London, 1956.

[64] *Konorski J.* Conditioned reflexes and neuron organization. Cambridge, 1948.

[65] *Павлов И. П.* Павловские среды. Т. 3. Л., 1949.

Рис. 99
Виды и формы памяти



дополнительно выделяют сенсорную, или сверхкороткую, память (рис. 99)[66].

При этом имеют в виду след возбуждения, который остается в сенсорной системе. Продолжительность существования этого следа всего 50–500 мс. Поскольку данное явление не в полной мере отвечает классическим характеристикам явления памяти (восприятие, хранение и воспроизведение информации), то многие ученые небезосновательно предпочитают называть это явление «перцептивным или сенсорным следом».

Сенсорный след невоспроизводим. Он представляет собой начальный этап переработки информации, поступающей из внешней и внутренней среды организма. Сенсорный след предельно субъективен. Его характер зависит от индивидуальных особенностей животного (физиологического состояния, эмоционального состояния, возраста). Сенсорная память избыточна; она представляет собой комбинацию афферентных потоков от зрительного, обонятельного, слухового, тактильного и других анализаторов. На этом начальном этапе адаптаций животный организм выбирает наиболее значимую информацию и после своеобразной ее фильтрации отправляет в кратковременную память.

Центральное место в формировании сенсорной памяти занимает импринтинг, в основе которого лежит образование энграммы — следа от афферентного потока на уровне коры и подкорковых образований мозга. Причем субстратом для энграммы служат нейроны, межнейронные синапсы и глиальные клетки. В соответствии с современными представлениями, *энграмма памяти есть ансамбль нейронов и глиальных структур, объединенных специфическими синаптическими механизмами.* Под влиянием афферентного потока, поступающего от периферической части сенсорных систем, клетки головного мозга запускают процесс экспрессии специфических белков — *коннектинов*, которые встраиваются в мембрану контактирующих клеток. В этих участках и образуются новые синапсы или шипики, представляющие собой шлюзы, обеспечивающие беспрепятственное движение электрического потенциала между клетками, объединенными в реберверирующий круг. В процессе научения и формирования сенсорного следа наблюдается гиперполяризация нейронов вследствие возросшей калиевой проводимости их мембранного комплекса. Далее происходит активизация натриевого насоса, что ускоряет синаптическое продвижение нервного импульса.

Устойчивость энграмм особенно велика у животных в раннем постнатальном

[66] *Батуев А. С.* Высшая нервная деятельность. СПб., 2002.

периоде. Известны чувствительные периоды раннего онтогенеза, когда происходит быстрое и устойчивое образование сенсорных следов, которые на системном уровне проявляются в форме описанного К. Лоренцем импринтинга. В эти чувствительные периоды сенсорные следы от зрительного, слухового, обонятельного анализаторов очень быстро переадресовываются в блоки долговременной памяти животных.

После фильтрации афферентации в процессе сенсорной памяти отобранная информация поступает в систему кратковременной памяти, где подвергается дальнейшей сортировке и фильтрации. Этот процесс занимает, как правило, несколько минут, после чего наиболее значимая информация закладывается в систему долговременной памяти.

Изучению особенностей кратковременной памяти посвятили свою творческую жизнь многие выдающиеся ученые. Американец К. Лэшли был первым нейрофизиологом, попытавшимся установить топографию структур головного мозга, отвечающих за кратковременную память. Он хирургическим способом удалял различные участки коры у животных. В конце концов ученый пришел к заключению о том, что в коре нет структур, в которых локализованы энграммы памяти.

Д. Хэбб, ученик К. Лэшли, продолжил поиски мест хранения энграмм и сделал интересное открытие. Он выявил замкнутые цепи нейронов, по которым происходит многократное движение электрических импульсов при формировании кратковременной памяти (рис. 100).

Это открытие объясняло неудачу К. Лэшли в поисках топографии энграмм. Оказалось, что замкнутые цепи нейронов локализованы не в коре (или не только в коре), а на уровне корково-подкорковых структур. Например, замкнутые цепи нейронов существуют между корой и таламическими ядрами, между корой и гиппокампом. Это явление электрической циркуляции по замкнутым цепям нервных

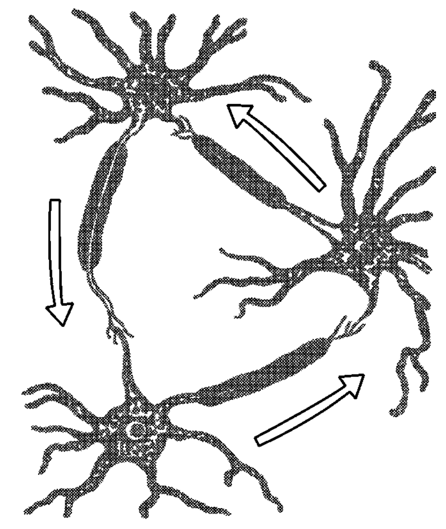


Рис. 100
Упрощенная схема реверберирующей нейронной цепи

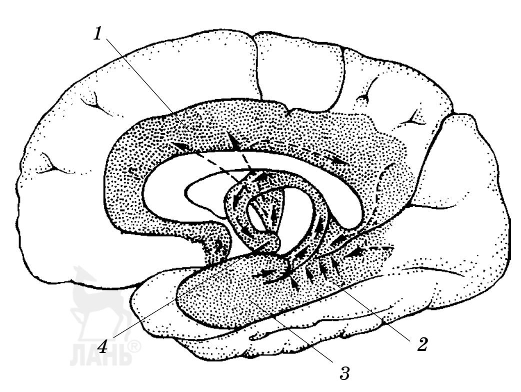


Рис. 101
Реверберирующий лимбический круг Пейпца:
1 — поясная извилина; *2* — гиппокамп; *3* — миндалина; *4* — гипоталамус. Стрелки отражают направление циркуляции потенциалов между ними.

клеток получило название реверберации. Обнаружены реверберирующие цепи нейронов между правым и левым полушариями мозга.

Убедительным доказательством наличия реверберирующих цепей служит и лимбический круг, включающий поясную извилину коры больших полушарий, гиппокамп, миндалину, гипоталамус (рис. 101).

Позже это открытие послужило основой для разработки теории реверберации другим известным нейрофизиологом Л. де Но.

В лобных долях больших полушарий обнаружены нейронные круги типа ловушек. Внутрикорковую реверберацию в пределах лобной коры рассматривают как морфофункциональную основу кратковременной памяти и проявления внимания и ориентировочной реакции.

Реверберация между симметричными отделами коры правого и левого полушарий через мозолистое тело рассматривается как основа для системной организации кратковременной памяти.

Г. А. Вартанян и М. И. Лохов предлагают рассматривать память как многоуровневое явление[67].

Долговременная память. После консолидации памяти энграмма проходит дополнительную фильтрацию, и отобранная информация оказывается в хранилищах долговременной памяти.

Кратковременная память сохраняет информационный след в течение нескольких минут. Свойства кратковременной памяти изучают методом экспериментальной *ретроградной амнезии*. Этот метод позволяет разобщить систему кратковременной и долговременной памяти. Ретроградная (обращенная в прошлое) амнезия (потеря памяти) наступает в результате травмы, электрошока, гипоксии или под влиянием наркотических средств. В экспериментах ретроградную амнезию моделируют электрошоком, который наносится сразу после обучения животного. Это приводит к потере или нарушению воспроизведения следов памяти. Электрошок не влияет на долговременную память. Если воздействовать электрошоком спустя час и более после обучения, то результаты научения не стираются. Это позволяет считать, что процесс перехода информации из системы кратковременной памяти в систему долговременной памяти (процесс *консолидации* энграммы) завершается за время, исчисляемое часами.

[67] *Вартанян Г. А., Лохов М. И.* Механизмы регуляции памяти // Механизмы памяти. Л., 1986.

Поскольку не существует экспериментального (электрофизиологического, биохимического или гистологического) подтверждения того, что при ретроградной амнезии элиминируется энграмма памяти, высказывается предположение, что электрошок или травма влияют на механизм воспроизведения энграммы, а не на сам сенсорный след. В доказательство приводятся результаты опытов на человеке с подсказками (напоминанием), после которых «забытая» пациентом информация воспроизводится частично или в полном объеме. С позиции такого подхода к проблеме кратковременной памяти *процесс консолидации памяти представляется как процесс формирования механизма воспроизведения ее энграммы.*

Наблюдение за больными с потерей памяти, а также специальные эксперименты на животных позволяют определить круг структур головного мозга, которые имеют отношение к формированию кратковременной памяти. Научение на базе пространственной ориентации нарушается при повреждении маммилярных тел гипоталамуса. Отмечены амнестические явления на уровне кратковременной памяти у больных с повреждениями ретикулярной формации. У обезьян нарушение кратковременной памяти вызывали путем повреждения вентрального гиппокампа. Еще более глубокие нарушения кратковременной памяти связывают с функцией миндалин. Из кортикальных образований в связи с этим следует назвать поясничную извилину, имеющую связи с гиппокампом и передним таламусом, а также височные доли, медиальную часть префронтальной коры и ассоциативные области новой коры. Гиппокамп имеет особое значение для формирования энграммы памяти, поскольку осуществляет фильтрацию афферентного потока, прежде чем он достигает корковых структур. Гиппокамп исключает жесткую фиксацию сенсорных следов, имеющих случайный характер или несущих малозначимую для

данного мотивационного состояния характеристику стимула.

В долговременную память поступает только информация большой значимости. Долговременная память формируется под влиянием систем подкрепления, т. е. имеет условно-рефлекторную составляющую.

Интересен вопрос о вместительности памяти. Количественную оценку кратковременной и долговременной памяти дать очень сложно. Очевидно одно — емкость системы долговременной памяти на несколько порядков выше. Психологические эксперименты на добровольцах показывают, что при необходимости быстрого запоминания (активизируются элементы кратковременной памяти) человек безошибочно воспроизводит (вспоминает) 7 ± 2 предъявленных для запоминания предметов. В опытах Л. Стэндинга[68] добровольцам демонстрировали слайды с комментариями через небольшие временные интервалы. Спустя 2–3 дня испытуемым предъявляли по два слайда, один из которых был им показан накануне, и просили определить, какой слайд им знаком. В данном эксперименте ставилась задача выяснить возможности долговременной памяти пациентов. Оказалось, что испытуемые узнавали до 10 000 ранее увиденных слайдов. На основании полученных результатов автор сделал заключение о том, что объем долговременной памяти человека на узнавание ранее увиденных объектов не ограничен.

Информация в долговременной памяти от одних и тех же стимулов внешней среды у разных индивидуумов будет иметь существенные отличия.

Искажения восприятия действительности происходят вследствие того, что сенсорный след фильтруется гиппокампом и изменяется под влиянием других структур лимбической системы, отвечающих за эмоциональную окраску потребностей животного организма. Поэтому у разных котят из одного помета формируется различное отношение, скажем, к петуху. У котенка, который испытывал по каким-то причинам страх и впервые при этом увидел петуха, впоследствии петух будет вызывать страх. Другой котенок впервые увидел петуха в процессе увлекательной игры со своими сверстниками. Последующие встречи этого котенка с петухом никакого страха у него вызывать не будут. Разница в восприятии одного и того же объекта у этих котят связана с тем, что процесс консолидации памяти при первой встрече с петухом у них проходил на разном эмоциональном фоне.

Гиппокамп осуществляет двойную функцию в процессе формирования энграммы памяти. С одной стороны, гиппокамп служит избирательным фильтрующим звеном на пути информации к корковым структурам. С другой стороны, гиппокамп участвует и в процессе селективного извлечения информации под влиянием мотивационного состояния организма.

Механизм долговременной памяти пока до конца не ясен. В связи с этим ученые предлагают несколько концепций для объяснения явления долгосрочного хранения информации.

Теория структурных изменений. Достоверно известно, что в процессе обучения и перехода информации в долговременную память в головном мозге происходят некоторые структурные изменения. Гистологические исследования показывают, что в процессе формирования долговременной памяти в некоторых отделах мозга *возрастает количество синаптических связей*. Отмечается, кроме того, увеличение размеров существовавших до начала научения синапсов. Под влиянием процесса научения происходит *увеличение количества шипиков в синапсах*. Шипики представляют собой специализированные постсинаптические образования, облегчающие прохождение возбуждения через синаптическую щель.

Этологические исследования показывают, что у крыс, выращенных в условиях

[68] См. об этом: *Правоторов Г. В.*, 2001.

обогащенной среды, кора большого мозга имеет большую толщину по сравнению с крысами-аналогами, выращенными в условиях обедненной среды. Опыты на лабораторных мышах свидетельствуют, что у животных, выращенных в полной темноте, под влиянием последующего освещения происходит разрастание дендритов пирамидных клеток.

На субклеточном уровне в процессе формирования памяти обнаруживают увеличение числа микротрубочек и рибосом в составе цитоплазмы нейронов.

Ряд ученых считают, что к процессу формирования следов долговременной памяти имеют отношение не только нейроны, но и окружающие их *глиальные клетки*. Нейроглия способствует повышению проводимости нервного импульса в нейронах реверберирующих цепей. Под влиянием экспериментальной электропотенциации нейронов происходит дополнительная миелинизация отростков нейронов, что повышает скорость проведения импульса. В процессе формирования долговременной памяти происходит накопление РНК в глиальных клетках.

Теория биохимических изменений. Установлено, что в процессе формирования долговременной памяти происходят заметные изменения белкового метаболизма в нейронах и клетках нейроглии. Из мозга выделили ряд белков, получивших название «белков памяти». Сюда относятся белки S-100, ацетилхолинэстераза, холинорецептивный белок, белок 14-3-2. Всего, судя по литературным сообщениям, насчитывается несколько десятков веществ белкового происхождения, которые каким-то образом связаны с обучением и памятью. Однако безоговорочно признается прямая причастность к формированию энграммы памяти лишь для нескольких белков. Это нейронный белок S-100 и белок S-110, имеющие цитозольное происхождение, а также ряд белков синаптической локализации. Кроме того, доказано, что в процессе образования долгосрочной памяти происходит накопление белковых веществ в нейроглии (белки 10В, NS-1, NS-2, GFAP). Белок S-100 накапливается в гиппокампе при переучивании крыс. У золотых рыбок в процессе переучивания происходит усиление синтеза нейроспецифических гликопротеинов: α- и β-эпендимов. После интрацеребральной инъекции антиэпендимовой иммунной сыворотки процесс научения (переучивания) блокируется.

Процесс формирования долговременной памяти сопровождается усилением синтеза РНК в нервных клетках. Если процесс синтеза РНК блокировать (например, введением Д-актиномицина или пуромицина), то затрудняется процесс научения животных. По сообщению Н. Н. Даниловой и А. Л. Крыловой (2002), скорость транскрипции РНК с молекулы ДНК очень высока в структурах мозга, связанных с научением и памятью. Выделенная из лобных долей РНК отличается уникальной способностью к гибридизации. Однако РНК сама по себе не может быть носителем энграммы памяти, поскольку она не специфична для стимулов разной модальности. Повышение синтеза РНК при формировании долговременной памяти следует рассматривать как следствие усиления белкового анаболизма вообще и синтеза белков памяти в частности.

Критики теории белков памяти в качестве сильного контраргумента ссылаются на то, что период жизни белка не может превышать нескольких месяцев (чаще период их жизни значительно короче). Ф. Блум, А. Лейзерсон и Л. Хофстедтер[69] указывают, что 90% белков головного мозга обновляются в течение двух недель.

С памятью связаны и многие нейрогормоны. Например, окситоцин затормаживает образование следов памяти. Эндогенные опиаты, такие как эндорфины и энкефалины, также препятствуют процессу научения

[69] *Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.* Мозг, разум и поведение. М., 1988.

ния. Однако они затормаживают процесс угашения условных связей. Известно, что на консолидацию энграмм положительно влияет вазопрессин. Процессу формирования памяти способствует глютаминовая кислота и γ-аминомасляная кислота.

Весьма интересными для понимания механизма памяти были экспериментальные попытки переноса памяти от обученных животных к их необученным соплеменникам. Г. Унгар вырабатывал у лабораторных крыс страх перед темнотой, а затем выделял из мозга этих животных особый пептид, получивший название *скотофобина*. При введении этого пептида в организм непуганых крыс последние демонстрировали боязнь темноты. Подобным образом у крыс стимулировали образование нейропептида, названного *амелитином*. Этот пептид в нарастающем количестве накапливался в мозге крыс, которых приучали не бояться звука резкого звонка. Внутрибрюшинное введение этого пептида делало контрольных крыс менее пугливыми по отношению к звонку.

У цыплят удалось перенести импринтинг методом «транспорта памяти». У импринтированных цыплят выделяли специфический олигопептид, который при парентеральном введении необученным цыплятам вызывал у них реакцию узнавания на основе импринтинга.

Большинство исследователей памяти не находят биохимические исследования достаточно убедительными, чтобы признавать идею молекулярного кодирования следов памяти. Тем не менее молекулярный механизм формирования следа памяти на уровне синапса получил признание в научном мире в значительной степени благодаря исследованиям американца Эрика Кенделя. Ему удалось доказать, что в процессе обучения морфофункциональное состояние синапсов клеток, участвующих в реверберирующей импульсной рециркуляции, подвержено существенным изменениям и что эти изменения сохраняются достаточно длительное время. Э. Кендель с сотрудниками доказал, что в процессе формирования кратковременной памяти происходят структурные изменения каналов цитоплазматического ретикулума, которые облегчают выход ионизированного кальция. Это влечет за собой увеличение выброса нейромедиатора и, следовательно, облегчение прохождения возбуждения через данный синапс.

Синаптическая передача имеет отношение и к долговременной памяти. При ее формировании усиливается белковый обмен в нейроне, что приводит к резкому нарастанию концентрации специфических пептидов в структуре синапса. Внешне (при помощи микроскопа) исследователи наблюдали своеобразное «разбухание» синапса вследствие повышения его функциональной активности и концентрации в нем протеинов. За цикл забот по изучению молекулярных основ памяти Э. Кенделю в 2000 г. была присуждена Нобелевская премия.

В научном сообществе большой популярностью в силу своей широкой доказательной базы пользуется гипотеза многонейронной системы хранения следов долговременной памяти. Она не противоречит теории Э. Кенделя. Молекулярные трансформации синапса в процессе научения объясняют механизм стойкой реверберации потенциалов в нейронных цепях.

Таким образом, процесс формирования следа долговременной памяти и ее хранение все еще остаются загадочными явлениями. Однако очевидно, что в основе как кратковременной, так и долговременной памяти лежат пластические процессы нервных клеток и их синаптических связей, обеспечивающих образование межклеточных комплексов многоуровневого формата.

Еще более непонятен в нейрофизиологическом отношении процесс извлечения хранимой информации, т. е. процесс воспоминания.

Морфологические основы воспоминания. Эксперименты, выполненные на добровольцах, свидетельствуют, что воспоминание прежнего опыта у человека связано

с деятельностью височных отделов коры больших полушарий мозга. Хирургические операции на височных областях коры вызывали у пациентов воспоминания давно забытых событий[70]. При электрическом раздражении височных долей пациенты сообщали о том, что у них возникали картины жизненных событий различной давности в мельчайших подробностях.

Нельзя категорично утверждать, что именно височные доли отвечают за извлечение информации из структур долговременной памяти. Эта область коры морфофункционально связана с множеством подкорковых образований, включая такие, как гиппокамп, миндалины, маммиллярные тела переднего гипоталамуса.

Процесс извлечения информации из долговременной памяти сильно зависит от эмоционального состояния. Возбуждение структур лимбической системы (гиппокамп, миндалины) облегчает этот процесс. Клиницисты часто сообщают об уникальных способностях людей в состоянии аффекта, т. е. эмоционального перенапряжения, воспроизводить с мельчайшими подробностями давно забытые события.

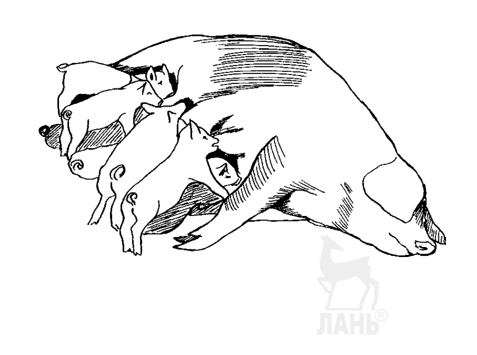
Забывание. Процесс утраты информационного следа в структурах центральной нервной системы происходит на всех этапах научения и формирования памяти. На уровне кратковременной памяти забывание происходит вследствие замещения одного сенсорного следа другим или его разрушения в результате фильтрации, например в гиппокампе. В блоке долговременной памяти информация «стирается» в случае ее длительной невостребованности. Когда информация многократно извлекается из долговременной памяти (повторение, «зубрежка»), происходит ее закрепление в форме обновления электрохимических и морфологических носителей информации.

Утверждение о том, что на уровне третичной памяти забывания не происходит, следует оценивать критически. По ходу онтогенеза происходит накопление ошибок в механизмах репликации ДНК и транскрипции РНК. Поэтому развиваются возрастные изменения в процессах структурного обновления организма, приводящие, в свою очередь, к соответствующим функциональным изменениям. Возрастные явления не могут не затронуть и состояние центральной нервной системы и, в частности, механизмы памяти. Поэтому забывание на уровне третичной памяти будет происходить, по крайней мере, в форме искажения хранящейся информации. Убедительным доказательством правомерности данных рассуждений можно считать, хотя бы небезызвестную болезнь Альцгеймера — старческое слабоумие. Часть долговременной информации утрачивается у людей, больных алкоголизмом, при полиневрите вследствие недостатка витамина B_1. Во всех этих случаях имеет место забывание долговременной информации из-за морфологических изменений мозга.

[70] Физиология / Под ред. К. В. Судакова. М., 2000.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ





ГЛАВА 11

ТИПОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ, ПРЕИМУЩЕСТВА И НЕДОСТАТКИ ГРУППОВОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Подавляющее большинство одомашненных животных ведут групповой образ жизни. Содержание продуктивных животных в группе с экономической точки зрения наиболее выгодно. Поэтому знание закономерностей жизни животных в группе для животновода представляет не только научную, но и практическую ценность. Технология продуктивного животноводства, равно как и спортивное и декоративное животноводство, предполагает множественные перегруппировки животных в связи с их транспортировкой, перемещением из одного помещения в другое, с одного пастбища на другое, формированием специальных половых и возрастных групп. Управление группой животных (стадом коров, табуном лошадей, самкой с приплодом, пчелиной семьей и пр.) перестает быть непосильной задачей для человека, усвоившего теорию и практику поведения отдельных животных в группе и группы в целом.

Термин «групповое поведение» относится к тем поведенческим адаптациям, которые предполагают разный уровень кооперации и конкуренции индивидуумов в составе некоего скопления животных на ограниченной территории. Следствием объединения животных является развитие межличностных отношений и социализация их жизни. Термин «социальное поведение» обозначает высокий уровень взаимоотношений членов сообщества, и такое явление следует воспринимать как разновидность группового поведения. Животные с социальной активностью индивидуально узнают друг друга, посылают друг другу сигналы разной модальности, их отношения строятся не только на витальных потребностях, но и на потребностях зоосоциального характера, и на эмоциях.

Социализация отношений предполагает, что между членами сообщества происходит распределение функциональных ролей. Скажем, в пчелиной семье, объединяющей 50 тыс. особей, часть членов выполняет функцию фуражиров (летают за нектаром, падью, пыльцой, прополисом), часть пчел занимается кормлением личинок и за пищей не летает. Кроме того, на некоторых членов семьи возлагаются обязанности по охране гнезда, санитарной чистке улья и его вентиляции. Матка и трутни вообще не выполняют трудовой повинности, т. е. деятельность отдельных пчел в составе семьи узко специализирована. Однако их разнородные действия не хаотичны. Они объединены неким сценарием в единую биологическую закономерность, дающую высочайший уровень адаптивности. Со стороны все члены пчелиного семейства, кроме трутней, производят впечатление альтруистов. Однако, проявляя альтруизм, рабочая пчела обеспечивает себе определенные преимущества в бу-

дущем. Такая форма взаимоотношений животных получила название «реципрокного альтруизма»[71]. Помощь без получения сиюминутной выгоды воспринимается как разновидность эксплуатации только при однократных кратковременных контактах двух особей. В долговременных ассоциациях животных (пчелиной семье, волчьей стае, прайде львов и др.) реципрокный альтруизм и взаимопомощь встречаются часто и, следовательно, взаимовыгодны всем членам сообщества.

Грань между групповым и социальным поведением животных не определена четко. В любом скоплении животных можно найти элементы социализации отношений. Поэтому в данном тексте эти два термина — «групповое» и «социальное» поведение — используются фактически как синонимы.

Под категорию «социальное поведение» подпадает и взаимоотношение полов. Однако половое поведение настолько сложно и видоспецифично, что представляется разумным поведение полов, направленное на воспроизводство вида, выделить в самостоятельную главу.

11.1. ВИДЫ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ

Любое животное независимо от его экологической ниши и образа жизни на определенном этапе онтогенеза остается членом сообщества себе подобных. Даже такие закоренелые одиночки, как тигры, медведи или орлы, в ранний постнатальный период являются общественными животными, поскольку состоят членами семейной группы, которая включает какое-то количество братьев и сестер или, по крайней мере, родителей. Кроме того, взрослые одиночные особи в брачный период проявляют социальную активность.

[71] *Trivers R. L.* The evolution of reciprocal altruism // Quarterly Review of Biology. 1971. No 46. P. 35–57.

Для отдельных видов животных групповой образ жизни служит единственной возможностью выжить в современных биоценозах. К таковым относятся многочисленные представители самых разных таксономических групп. Коллективный образ жизни распространен среди беспозвоночных животных (моллюски, ракообразные, насекомые), мелких пелагических рыб (верховка, данио рерио, анчоусы), птиц (пингвины, стрижи, грачи), млекопитающих (сурикаты, крысы, большинство приматов, антилопы, газели). В современном животном царстве одиночный образ жизни является, скорее, исключением из общего правила.

Все сообщества животных можно разделить на 2 типа — малочисленные и многочисленные. Понятно, что провести грань между ними можно не всегда.

Малочисленные ассоциации включают от 2 особей (*брачный союз*) до 10–12 животных (гарем у лошадей, ассоциации постнатального периода). *Дружеские союзы* молодых самцов-однопометников у гепарда, льва, волка, обезьян, уток включают 2–5 особей. *Семейные ассоциации* волков, обезьян, сурков, ворон, гусей на время могут увеличиться до 10–12 членов.

Особняком стоят *малые (семейные) союзы*, которые встречаются в различных таксономических группах животных (например, попугаи-неразлучники, гуси, вороны, волки, лисы) и имеют свои особые причины и механизмы построения.

Многочисленные сообщества, включающие десятки, сотни и тысячи членов, для удобства изучения также можно разделить на несколько типов. Однако границы между ними часто трудно установить.

1. *Анонимная стая* (большое скопление индивидуумов на постоянной или временной основе, например скопление комаров, анчоусов, леммингов или перелетная стая скворцов).

2. *Стадо* (сообщество животных одного вида, объединенных единым жизненным пространством, единым кормовым угодьем или нерестилищем у рыб).

3. *Группа родственных разнополых и разновозрастных особей* (пчелиная семья, стая гиен и гиеновидных собак, прайды львов, семьи слонов, стаи безнадзорных домашних кошек или собак).

Существует закономерная связь между размером ассоциации животных и условиями ее обитания. Установлено, что на открытых пространствах птицы и млекопитающие (хищники, копытные, приматы, грызуны) образуют более многочисленные группы по сравнению с популяциями тех же видов, обитающих в лесах[72]. Причина здесь одна. На открытых пространствах животные держатся более рассредоточенно, поскольку им здесь легче осуществлять коммуникацию друг с другом. В лесу из-за наличия физических препятствий (деревья, кусты и др.) большим группам животных трудно держаться вместе. Поэтому лесные группы включают меньшее количество особей. В ряде случаев в лесу животные вообще отказываются от группового образа жизни и переходят на одиночное существование.

Эколого-географическая привязка численного состава группы животных хорошо прослеживается на многих видах в самых различных географических зонах. Эту особенность демонстрируют благородные олени в Шотландии, североамериканские лоси, бегемоты и слоны в Африке. Даже размер прайда льва связан с местом обитания. В густом кустарнике численность львиной семьи невелика и составляет 6–8 особей. В открытых африканских саваннах численность прайда достигает трех десятков голов. Американский бизон в открытых прериях объединяется в стада, насчитывающие сотни и даже тысячи голов. Но в лесной и лесостепной зоне ассоциации этих животных немногочисленны и включают несколько индивидуумов.

Сроки объединения животных в группу различны и определяются биологической целью ассоциирования. Так, «свадебная» стая домашних кошек сохраняется не более 10 дней. Объединяющим началом этой группы служит самка в состоянии эструса. По окончании течки у кошки группа, состоящая из самцов и самки, рассыпается.

Стая безнадзорных домашних собак увеличивается в период течки одной из самок за счет притока посторонних кобелей. Но после завершения эструса группа уменьшается в численности, поскольку пришлые кобели возвращаются на свои территории.

Семейная группа гусей распадается к осени за счет отделения молодого поколения. В конце лета молодняк становится полностью самостоятельным и способен обходиться без родительской опеки. Старые гусак и гусыня остаются вместе на протяжении многих лет. А семейная стая волков при благоприятных условиях может сохраняться до 10 лет и дольше.

Семейная группа слонов не распадается на протяжении ряда десятилетий. При этом ежегодно часть окрепшего молодняка (как правило, это самцы, достигшие возраста полового созревания) изгоняется из семьи и с территории, которую она занимает.

Перелетные птицы сбиваются в многочисленные стаи для совместных сезонных миграций. Группы скворцов, журавлей, гусей по возвращении в места гнездования распадаются. В период выращивания потомства эти птицы не потерпят близкого соседства тех особей, с которыми они вернулись из теплых краев.

Факторы, определяющие размер группы. В зависимости от причин, объединяющих животных, их ассоциация может быть по численности стабильной или динамичной. С позиции эволюционной стратегии размер группы определяется воспроизводительным фитнесом. Некая абстрактная группа животных будет увеличиваться в численности, если включение новых членов в группу приводит к расширению популяции и процветанию вида в целом.

[72] *Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982.

В случае, когда пополнение группы новыми членами не приводит к расширенному воспроизводству или, что еще хуже, подавляет воспроизводство, произойдет сокращение численности ассоциации до оптимального размера.

Получается, что установившийся размер группы является результатом решения индивидуума. В соответствие с теорией системной регуляции гомеостаза П. К. Анохина, поведение животного при ассоциировании в разнополые группы в качестве полезного приспособительного эффекта имеет репродуктивный успех.

Таким образом, размер группы разнополых животных одного вида в естественной среде обитания непостоянен. Очевидно, что численность ассоциаций животных как в дикой природе, так и в искусственных условиях динамично меняется на протяжении времени.

Каковы же причины колебаний численности животных в группах? В биологии популярна теория идеального свободного распределения, которая описывает механизм формирования группы животных с учетом доступности ресурсов. В идеале группа свободно формируется при наличии кормового ресурса и половых партнеров. В абстрагированном виде животные объединяются в стабильную по численности группу вокруг ресурса при условии, что каждый член группы получает ресурс в достаточном количестве и в нужное время и не выигрывает от перемещения в другую группу. Однако такая модель формирования и стабилизации численного состава группы основана на предположении, что каждый индивидуум в составе группы информирован об объеме доступного ресурса и абсолютно свободен в своем выборе. Тогда в случае наличия двух равнозначных ресурсов и при условии равных потребностей и конкурентных претензий индивидуумов должны сформироваться две одинаковые по численности ассоциации животных.

Понятно, что данная теория годится для объяснения причин формирования ассоциаций в идеальных условиях разумных существ. В природе все индивидуумы имеют разные потребности, иерархические претензии и конкурентоспособность. Распределение кормовых ресурсов характеризуется неравномерностью. Поэтому животные с бедных кормовых участков будут претендовать на более продуктивные. Однако группа животных, занимающая этот участок и имеющая оптимальную численность, скорее всего окажет силовое противостояние пришельцам, т. е. никакого равноправия и справедливого распределения ресурсов среди индивидуумов в природе ожидать не стоит.

Кроме того, подмечено, что при наличии в некоей совокупности животных, которым предстоит объединиться в группы, знакомых и, тем более, родственных особей, животные ассоциируются без учета доступных ресурсов. И в этом случае размер групп также не будет соответствовать теории идеального свободного распределения животных.

Оптимальный размер группы в природе устанавливается естественным путем. В искусственных условиях оптимизация численности производится человеком в соответствии с требованиями принятой технологии животноводства. В теории при вольном содержании домашних животных численность группы растет до определенного момента, который определяет воспроизводительный фитнес. Однако на самом деле в природных условиях оптимальный размер группы непостоянен. Отдельные члены группы по разным причинам покидают свою группу и присоединяются к другой. Покидают свою семейную группу подросшие молодые особи, попадающие в категорию субординантов, но имеющие амбиции на более высокий статус. Они или присоединяются к другой группе животных, или организуют свою собственную. Так происходит с самцами, которые не удовлетворены своим социальным статусом и, следовательно, доступностью самок.

При содержании животных в неволе теоретически можно рассчитать оптимальный размер группы, поскольку лимитирующие факторы известны. Это пространство (размер помещения), корма и планируемый воспроизводительный фитнес. Так, в стандартную клетку можно посадить до 15 кур-несушек. Однако наибольшее количество яиц от группы в пределах пространства клетки получают лишь при размере группы в 5–7 голов. Как при меньшей численности, так и при большей численности группы воспроизводительный фитнес кур (в данном случае в виде полученных от них яиц) за яйцекладку будет ниже.

В настоящее время при определении оптимального размера группы животных при содержании в искусственных условиях принимается во внимание и такой фактор, как благополучие животных. С учетом этого фактора при прочих равных условиях (пространство, кормовая база, половое соотношение) оптимальный размер группы овец окажется больше, чем оптимальный размер группы коз или свиней.

Искусственные ассоциации продуктивных и декоративных животных имеют иные принципы формирования, не всегда биологически обоснованные. Главным аргументом при формировании групп и стад в этом случае выступает сиюминутная экономическая целесообразность, определяемая человеком. Так, размер стада крупного рогатого скота определяется хозяйственными потребностями (возможностями). Этот тип ассоциаций отличает однополый и равновозрастной состав животных. Коров объединяют в одно стадо для выпаса исходя из поголовья, сосредоточенного на данной ферме. Другие животные объединяются в отдельные стада (бычки, телята, телки). Размер последних зависит от размера дойного (репродуктивного) стада. Поскольку выход телят не превышает поголовье дойного стада, то и численность стада телят составляет величину немного меньшую, чем размер дойного стада.

Размер стада нетелей в хозяйствах разного типа будет неодинаков. На товарной ферме определяющим фактором выступает потребность в ремонте основного продуктивного стада. В племенных хозяйствах количество нетелей иное и может превышать поголовье коров репродуктивного возраста за счет приобретения хозяйством молодняка на стороне.

Часто размер стада крупного рогатого скота ограничен цифрами 100, 200 и 400 голов, поскольку животноводческие помещения проектируются именно под это поголовье. Более крупные стада не формируют по ряду причин. Группами крупного рогатого скота численностью свыше 400 голов трудно управлять.

В отечественном овцеводстве размер групп (отар) также определяется человеком и зависит от принятой в хозяйстве технологии. Главное условие при выборе размера отары — это управляемость и контролируемость животных в составе ассоциаций. В овцеводстве применяют половой и возрастной принцип формирования групп. Баранчиков в возрасте 4–5 месяцев собирают в отары размером 400–500 голов. Валухов объединяют в более крупные группы — до 1000–1200 голов. Из овцематок формируют отары, размер которых позволяет вести постоянный контроль за их состоянием и приплодом. Поэтому размер отары небольшой: около 400 голов (реже — до 800 голов).

В коневодстве имеется своя специфика формирования групп животных. Как правило, высокоценные спортивные и декоративные лошади содержатся индивидуально. При групповом содержании возможно физическое травмирование животных из-за повышенной агрессивности отдельных лошадей. Это недопустимо в случае с высокоценными (в прямом и переносном смысле) животными, поскольку травмы отрицательно влияют на спортивные результаты и внешнюю привлекательность животных.

В табунном коневодстве лошадей содержат групповым способом. Особенностью коневодства является то, что лошади фор-

мируют косяки, т. е. немногочисленные группы (7–9 голов), состоящие из половозрелых кобыл и одного зрелого жеребца. Косяк может иметь и большую численность за счет жеребят, которые остаются с матерями до определенного возраста.

Ассоциации животных можно наблюдать и в свиноводстве. Особенно интересны взаимоотношения свиней при групповом выпасе.

Существуют определенные закономерности в механизме формирования ассоциаций у продуктивных домашних птиц при свободном выгуле. У гусей чаще ассоциации взрослых птиц имеют характер гаремов. В группу входит один гусак и несколько гусынь (не более 5). После вывода гусят размер семейной группы может многократно возрасти. В сельской местности центральной черноземной зоны иногда можно обнаружить стадо гусей в сотню голов. Однако чаще размер семейной группы не превышает 30 голов. Схожую структуру семейных ассоциаций формируют и индейки при свободном выгуле.

У деревенских кур ассоциации имеют также гаремную основу. Петух возглавляет группу кур, численность которых может достигать 3–4 десятков. Особое положение в ассоциациях кур занимает наседка с цыплятами. Их привилегированное членство в гареме признается всеми, включая петуха. Петух покровительствует и наседке, и цыплятам. Тревожное квохтанье наседки и жалостный писк цыплят приводит петуха в состояние крайнего возбуждения. В случае необходимости он бесстрашно выступает на их защиту. Агрессия по отношению к наседке и цыплятам со стороны других членов куриного сообщества или других видов животных петухом пресекается. Осенью, когда молодые петушки набирают достаточную физическую силу, структура куриного стада ломается. Появляются претенденты на лидерство. Некоторые куры сохраняют преданность старому петуху, некоторые подчиняются молодым лидерам. Стадо разделяется на несколько гаремов.

11.2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕИМУЩЕСТВА И НЕДОСТАТКИ ГРУППОВОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Изучение эффективности функционирования ассоциаций животных показывает, что коллективная жизнь имеет неоспоримые преимущества для выживания и процветания многих видов.

Для некоторых видов жизнь в одиночку вообще невозможна. В природе встречаются животные, которые коллективно создают для себя нужную среду обитания. Так, например, мелкие рачки дафнии обитают во всех типах водоемов только в виде многочисленных скоплений. Скопление рачков выделяет во внешнюю среду вещества с основными (щелочными) свойствами. Поэтому водная среда внутри и вокруг скопления всегда слабокислая. В щелочной среде рачки погибают. Одиночная особь не в состоянии создать для себя необходимое значение pH воды; это по силам лишь группе рачков. Поэтому коллективный образ жизни дафний — это обязательное условие процветания данного рода животных, их повсеместного распространения.

Другой пример вынужденной общественной жизни приведем из класса насекомых — это будет плодовая мушка дрозофила. Эти существа не способны к жизни в одиночку. Дело в том, что личинки плодовых мух в природе развиваются только на рыхлой питательной среде (гниющие фрукты, овощи). Одиночная личинка не в состоянии подготовить для себя среду обитания — взрыхлить субстрат, на который отложены яйца. Это по силам только скоплению личинок дрозофилы. Поэтому одиночное яйцо, в какую бы питательную среду оно ни было бы отложено, обречено на гибель.

Индивидуум в составе ассоциации получает высокий уровень личной физической безопасности.

Хищнику труднее поймать отдельное животное в составе группы по сравнению с индивидуумом, ведущим одиночный образ жизни (рис. 102).

В отсутствие опасности стая имеет рыхлую структуру. Отдельные особи держатся на достаточном удалении друг от друга (рис. 102*а*). Это позволяет животным расширить фронт кормления. При возникновении опасности стая преобразуется. Животные формируют плотное ядро, к которому хищнику сложно подобрать ключи (рис. 102*б*).

Чем беззащитнее животное, тем большую потребность затеряться в группе оно испытывает. Чем монолитнее группа, тем меньший интерес она вызывает у хищника. Атака с его стороны последует лишь в случае, когда кто-то из группы по каким-то причинам отделится от основного ядра.

Опытный охотник не нападает на все стадо, а старается прежде отбить, отделить от группы какую-то выделяющуюся на общем фоне особь (хромое животное, неокрепший молодняк, отстающее от группы старое ослабевшее животное). Наблюдения за поведением хищников и стадных копытных животных свидетельствуют, что хищники большую часть своей жизни остаются голодными. Охота за стадными животными отнимает много физических сил и имеет низкую результативность. Так, самое быстрое наземное животное — гепард — добивается успеха лишь в одной из десяти попыток. В 90% случаев коллективные животные тактически переигрывают хищника.

Однако и в случае потери группой одной особи стадо не утрачивает жизнеспособности. Как правило, хищнику достаются не самые нужные члены сообщества. Гораздо чаще жертва уже создавала проблемы группе. Поэтому избавление от больного или старого члена стада — своеобразное благо для большинства. Совершенно справедливо утверждение о том, что

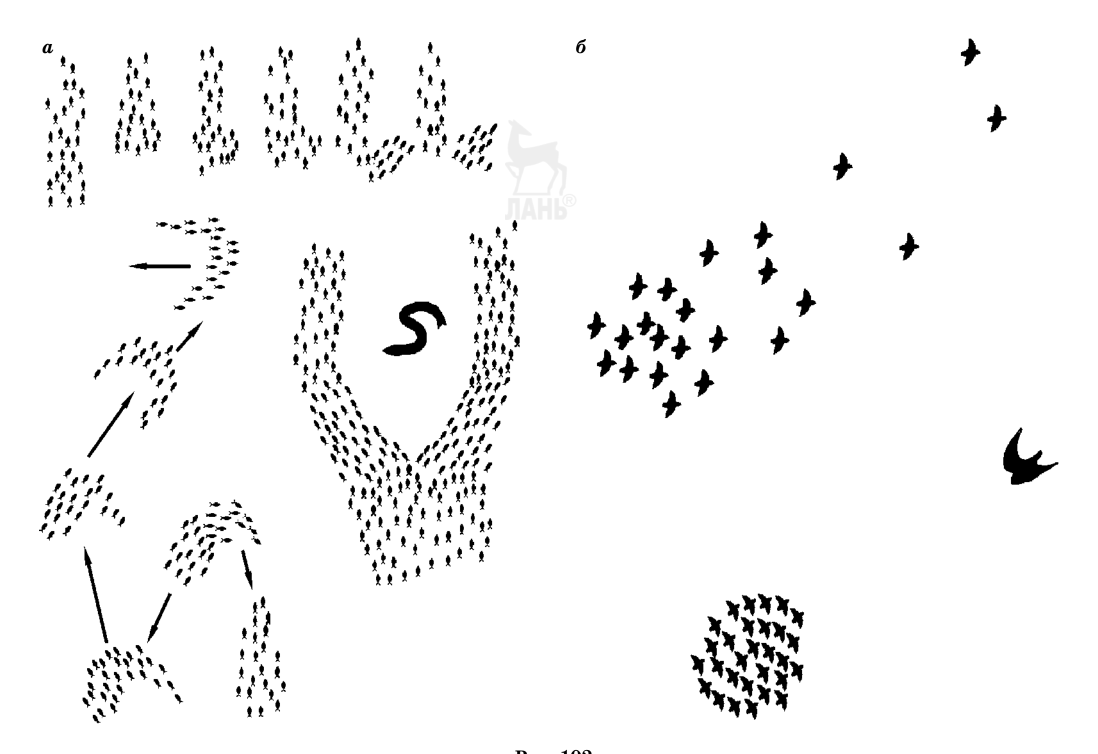


Рис. 102
Трансформация стаи рыб (а) и стаи скворцов (б) при появлении опасности (хищника)

хищники выполняют санитарную роль, способствуют оздоровлению стада.

Еще К. Лоренц обратил внимание на то, что в клетке или в вольере поймать одиночную птицу проще, чем поймать ту же особь в тех же условиях, но в составе стаи. С этой проблемой сталкивается лисица и хорь в курятнике, волк при встрече с табуном.

Д. В. Радакова изучала стайное поведение молоди рыб и подтвердила, что в группе животные получают качественно новый и более высокий уровень безопасности. Стая кефали весьма эффективно уклоняется от нападок хищников (горбыль, сарган). В то же время кефаль-одиночка при встрече с горбылем или сарганом обречена на гибель.

Похожие отношения характерны и для других видов рыб. За единицу времени ставрида ловит разное количество атерины. Причем доступность пищи для хищника имеет обратно пропорциональную связь с ее количеством. Чем многочисленнее стая атерины, тем ниже результативность охоты ставриды.

В начале лета на пересыхающих лужах вдоль полевых дорог можно наблюдать большие скопления бабочек — капустниц, лимонниц, пестрянок и др. Птицы редко нападают на эти скопления. Однако если в сырых местах появляются три-пять бабочек, то обязательно находится птица, которая периодически наведывается в это место и методично поодиночке ловит этих бабочек.

Мирные в обычной жизни копытные при возникновении опасности проявляют сплоченность и смело атакуют хищника. Так ведут себя овцы при приближении к ним собаки или лисицы. Так поступают бизоны и зубры в случае приближения к ним стаи волков. Причем коллективные действия мирных животных имеют желаемый результат. Как правило, хищник (лиса, шакал, волк) не рискует нападать на группу сплотившихся животных. Даже львы отступают под напором коллективных угроз буйволов, зебр и антилоп. А стая опытных гусей может задать хорошую трепку молодой лисе.

Таким образом, объединение животных в группы гарантирует индивидууму то, что в одиночку ему недоступно — защиту от хищника. Конечно, группа не дает стопроцентную гарантию безопасности всем своим членам. Но *вероятность гибели от хищника у отдельных животных в составе группы значительно ниже, чем у одиночки.*

Каковы же причины внешне парадоксального явления — низкой результативности охоты хищника на группу животных и высокой жизнеспособности ассоциации животных? Их несколько.

Во-первых, на охоте хищник может сконцентрировать свое внимание на ограниченном пространстве. *Стая занимает такое пространство, которое выходит за пределы внимания хищника.* Схватить и удержать стаю как объект охоты хищник не в состоянии. При нападении на стаю последняя просто рассыпается пополам. И хищнику достается пустота. Поэтому за стаей гоняются только молодые хищники, которые, однако, довольно скоро понимают безнадежность этого занятия. Опытные охотники сил и времени на это не тратят.

Во многих случаях специфическая окраска отдельных особей в составе ассоциации представляет для хищника дополнительную трудность. Например, в составе стада полосатых зебр чрезвычайно трудно произвести дифференциацию отдельной особи, поскольку полосы отдельных животных сливаются и превращают группу движущихся животных в своеобразное абстрактное полотно.

Во-вторых, животные, концентрируясь на ограниченном пространстве, *снижают вероятность встречи с врагом отдельной особи.* Наглядно этот тезис можно подкрепить примером с водоплавающими птицами. Так, во время линьки лебеди, гуси, утки формируют скопления

из сотен и даже тысяч беспомощных особей и размещаются не на открытом водном пространстве, а на весьма ограниченном участке водоема — в зарослях прибрежной растительности (тростник, рогоз, камыш). При этом птицы концентрируются на охотничьей территории, которая контролируется только одной или двумя парами хищных птиц. Если скопление водоплавающих птиц рассредоточить, то это же поголовье заняло бы охотничью территорию большого количества хищников. Хищникам нужна пища для поддержания своей жизненной стратегии. Они бы воспользовались присутствием на своей территории беззащитных линяющих гусей и уток. И, как следствие, популяция водоплавающих птиц в данном водоеме имела бы значительно бóльшие потери. В скоплении ассоциация жертвует малым, успешно решая стратегически важную задачу — провести линьку и подготовиться к грядущему перелету в теплые края с минимальными потерями численности своей популяции.

Другим примером, наглядно подтверждающим факт повышенной индивидуальной безопасности животного в составе ассоциации, служит все та же зебра. Яркая полосатая окраска тела этого животного привлекает внимание хищника, когда зебра отделяется от стада. Но в составе стада ту же особь обнаружить чрезвычайно трудно.

В-третьих, *группа животных раньше замечает опасность* по сравнению с животным-одиночкой. Для того, чтобы не проглядеть приближение хищника, животное, ведущее одиночный образ жизни, должно быть постоянно начеку. В группе внимательных глаз и ушей много. Для предупреждения соплеменников о потенциальной опасности достаточно и одной особи в группе животных. Сигналы тревоги относятся к категории стимулов, имеющих первостепенную биологическую значимость. Поэтому они являются приоритетными и воспринимаются всеми членами сообщества с мгновенно запускаемыми защитно-оборонительными поведенческими стереотипами. Следовательно, в группе у отдельных особей высвобождается время на другие формы поведения — отдых, питание, размножение и пр.

В сложных ситуациях решение проблемы возлагается на опытного и сильного вожака и на *коллективный опыт*. Заблудившаяся в ненастье отара овец, табун лошадей или стая индеек скорее находят путь домой по сравнению с потерявшимися одиночками.

Стрессированность животных в группе ниже. Группе животных легче выбраться из снежного заноса или зарослей, поскольку коллективно животные в состоянии пробить тоннель в преграде, непреодолимой для одиночного животного.

Наконец, имеет место чисто психологическое давление группы пусть даже мирных животных на хищника. Орнитологи давно подметили распространенное в классе птиц явление психологического подавления одиночного хищника группой мелких птиц, которое получило название *мобинга*. Частенько можно видеть, как группа ласточек из 3–5 особей приводит в жалкое состояние ястреба или ворону.

Групповой образ жизни облегчает поиск кормных мест и миграцию к ним. В этом животным также помогает как личный опыт вожаков, так и коллективный опыт всего сообщества.

Еще одно преимущество жизни в группе — *облегчение процесса воспроизводства.* Коллективные животные не тратят силы и время на поиск полового партнера. Самцы держат под постоянным контролем физиологическое состояние самок. Поэтому неплодотворные половые циклы у половозрелых физически здоровых самок при жизни в группе исключены.

Наконец, групповой образ жизни предполагает коллективный характер *научения молодняка*. Новорожденные в стаде быстро начинают подражать старшим и рано приобретают необходимый личный опыт.

Справедливости ради надо отметить, что у коллективных животных облегчен лишь процесс облигатного научения. В группе молодняку всегда доступны такие методы научения, как подражание старшим, реакция следования.

Крупные ассоциации животных, помимо перечисленных аргументов, имеют и другие преимущества с точки зрения безопасности. Группа животных имеет механизмы коллективной защиты от неблагоприятных погодных и прочих факторов среды. Например, северные олени в летнее время образуют плотные стада *с целью защиты от кровососущих насекомых* — гнуса, овода, слепней. Насекомые в состоянии повредить кожу оленей только в тех участках тела, которые имеют тонкую дерму и развитую капиллярную сеть. Это прежде всего паховые области, молочные железы и наружные половые органы, брюхо, морда. Когда олени плотно прижимаются друг к другу, уязвимые части их тел становятся для кровососущих насекомых недоступными. А кожа на спине оленей имеет большую толщину и плотный волосяной покров. Поэтому от насекомых страдают лишь олени из внешних рядов. Но животные с периферии периодически меняются местами с теми особями, которые занимают центр скопления. Такая ротация оленей дает возможность отдохнуть всем членам данной ассоциации.

Стадо может быть хорошей защитой отдельным ее членам и от неблагоприятных климатических факторов — *холодов, жары* и *ветра*. В Антарктиде полярники наблюдают забавные скопления пингвинов, которые медленно перемещаются, за что получили название черепахи, поскольку именно аналогии с медленно ползущей черепахой возникают при наблюдении за пингвинами со стороны. Стая, подгоняемая сильными порывами ледяного ветра, медленно кочует вследствие того, что птицы с наветренной стороны скопления поочередно переходят на подветренную сторону, где от ветра их защищают тела сотоварищей.

С целью защиты от смертельного холода образуют стада якутские аборигенные лошади и крупный рогатый скот, которые в зимнее время тебенюют в тайге. Эти породы хорошо приспособлены к жизни в суровых условиях Сибири и не нуждаются в животноводческих помещениях, как их более окультуренные соплеменники, например европейские породы лошадей и крупного рогатого скота. В холодную погоду якутские животные образуют плотное ядро, куда прежде всего допускаются беременные самки и молодняк. Внешние ряды животных кружат вокруг ядра, уходя с наветренной холодной стороны на подветренную или в центр скопления животных. Дополнительно стадо становится защищенным от ветра и тем, что, кружа вокруг ядра, животные утаптывают и даже частично плавят снег. В конце концов стадо оказывается в своеобразном снежном котловане, который служит животным защитой от ветра.

Такие скопления лошадей и крупного рогатого скота пастухи контролируют на большом расстоянии, поскольку над животными образуются облака пара, хорошо видимые в ясную морозную погоду.

Групповой образ жизни облегчает изотермным животным *поддержание температуры тела*. Это особенно важно для новорожденных, механизмы регуляции температуры тела у которых несовершенны. Поэтому поросята, щенки, котята, цыплята стремятся держаться вместе, кучно, когда температура окружающей среды понижается. В ряде случаев и взрослые животные используют преимущества группового образа жизни для дополнительного обогрева. Например, домовые воробьи в зимнюю стужу на ночлег собираются в укрытиях и при этом плотно прижимаются друг к другу. В летнее время они спят поодиночке, а соприкосновение двух птиц приводит к дракам.

Подобное ассоциирование наблюдали даже у одичавших домашних кошек, которые известны своей любовью к одиночеству.

За полярным кругом кошки устраиваются на отдых и сон коллективно и спят вповалку, обогревая друг друга теплом своего тела.

Пингвины в условиях антарктической зимы насиживают яйца коллективно. Птицы прижимаются друг к другу и таким способом обеспечивают необходимый температурный режим для инкубации яиц. В одиночку пингвин не может противостоять лютым холодам Антарктики, где в зимнее время температура опускается ниже −60°С.

В южных районах животные встречаются с другим неблагоприятным для их гомеостаза природным явлением — жарой и дефицитом воды. Но и в этом случае коллективные действия животных оказываются востребованными не меньше, чем на севере. В знойные летние месяцы в степных и пустынных районах коллективные животные применяют похожую тактику для защиты от палящего солнца и пыльных бурь. Уже с 10 часов утра овцы начинают прятать головы в тень от соседей, образуя круги, в которых животные располагаются головой к центру. Однако очень скоро в ядре такого скопления создаются невыносимые условия: там становится очень жарко и душно. Поэтому овцы начинают перемещаться из центра группы на периферию, отдавая предпочтения северной экспозиции, где относительно прохладно.

Еще одно преимущество жизни животных в ассоциациях заключается в том, что любая группа индивидуумов предоставляет отдельным особям *условия для необходимого отдыха*. Животное, попавшее в стрессовую ситуацию, по возвращении в свое стадо быстро успокаивается. Большое количество сородичей успокаивает отдельную особь, располагает к отдыху, а пробравшись в глубь скопления животных, она даже засыпает.

Групповой образ жизни более экономичен с точки зрения затрат энергии и пластического материала для обеспечения основного и продуктивного обмена. Обследование одиночных животных и их скоплений (грызуны, летучие мыши, овцы, обезьяны) показало, что *обмен веществ у отдельных особей в составе группы сородичей понижен.* Преднамеренная временная изоляция мыши, овцы или, скажем, рыбы гольяна, приводит к резкому повышению обмена веществ у животных (потребление O_2, выделение CO_2, выделение тепла, образование аммиака, мочевины, повышение частоты сердечных сокращений и частоты дыхания). Интересно, что отделение особи от других членов группы прозрачным стеклом или крупноячеистой сеткой не приводит к резкому повышению обменных процессов. Если особь рыбы, ведущую обычно стайный образ жизни, отделить от соплеменников и поместить в аквариум с зеркальными стенками, то усиления обмена веществ также не будет. Очевидно, что изменение обмена веществ у отдельных особей при экспериментальной изоляции есть результат изменения нервной регуляции, т. е. происходит рефлекторно. Безусловное преимущество группового образа жизни — экономия энергетического и пластического материала отдельными членами сообщества. Суммарное потребление корма группой животных меньше того количества корма, которое было бы потреблено тем же количеством животных при их одиночном образе жизни.

У некоторых животных контакты между отдельными особями важны по физиологическим причинам. Например, термиты приобретают способность питаться грубой растительной пищей только при условии, что молодь имеет возможность общаться со взрослыми особями. Для переваривания клетчатки необходим фермент целлюлаза, который вырабатывается лишь специфическими микроорганизмами (бактерии, инфузории, грибки), населяющими пищеварительный тракт взрослых термитов. Для того чтобы эти микробы заселили пищеварительный тракт молодых термитов, последние должны некоторое время поедать свежий кал взрослых насекомых,

т. е. только после контакта молодняка со взрослыми соплеменниками молодые термиты переходят на самостоятельное питание растительной пищей.

Таким образом, групповой образ жизни имеет в определенных обстоятельствах несомненные преимущества; в ряде случаев он является обязательным условием существования вида. Однако групповой образ жизни в некоторых случаях, как любое явление, создает и проблемные ситуации. В некоторых условиях ассоциирование животных не дает адаптивного (полезного приспособительного) эффекта.

НЕДОСТАТКИ ГРУППОВОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Большие скопления животных на ограниченной территории создают непомерные нагрузки на кормовую базу. Причем разные виды животных по-разному влияют на запасы кормовых ресурсов. Эта разница хорошо просматривается на примере выпаса крупного рогатого скота и овец.

Во-первых, стадо коров и отара овец имеют неодинаковую структуру и по-разному ведут себя. Коровы на пастбище держатся друг от друга на расстоянии 3–5 м. По пастбищу они передвигаются широким шагом и обрывают растения, далеко отстоящие друг от друга. Копыта животных имеют сравнительно большую площадь, поэтому не оказывают повреждающего эффекта ни на растительность, ни на почвенный покров. Луга и пастбища после умеренного выпаса крупного рогатого скота скорее выигрывают, чем теряют. Частичное укорачивание побегов пастбищных культур стимулирует кущение злаков и рост растений. А равномерно распространяемый навоз крупного рогатого скота положительно влияет на плодородие почвы.

Овцы оказывают совершенно иной эффект на пастбище. Во-первых, эти животные держатся плотной группой. Копыта у овец небольшие по площади и острые. Поэтому на мягкой почве овцы вытаптывают растительность и повреждают верхний почвенный слой луга или пастбища. На отдых овцы останавливаются группами. После них на пастбище остается пятно с поврежденным растительным покровом и почвой, пропитанной мочой. В этом месте восстановление растительного покрова занимает много времени.

Во-вторых, механизм приема корма у овец иной. Если корова захватывает траву языком и обрывает верхушки растения, не повреждая остальную часть побега, включая зону роста, то овца выгрызает растение при помощи резцов до основания. Восстановление пастбищных растений после овец если и возможно, то носит затяжной характер.

Другим серьезным недостатком группового образа жизни служит то, что ежедневный физический контакт большого количества животных в стаде (стае, скоплении) способствует быстрому *распространению инфекций и инвазий.* Ученые давно подметили, что численность грызунов (крыс, мышей, полевок, леммингов и др.) имеет постоянные циклические колебания. Вспышка численности обязательно сменяется последующей массовой гибелью и резким снижением численности популяции животных. Установлено, что причиной таких колебаний численности животных, ведущих групповой образ жизни, не в последнюю очередь служат инфекционные заболевания, которые легко передаются в ассоциациях от одной заболевшей особи к другим, здоровым членам группы, т. е. принимают форму эпидемии или даже пандемии.

Групповой образ жизни, вероятно, следует рассматривать как тактический, но не стратегический прием эволюции. Имеются в виду прежде всего многочисленные группы с выраженной анонимной составляющей. Жизненный цикл таких животных управляется инстинктами, имеющими консервативную основу. Стадные животные хорошо адаптированы к жизни в данных природно-климатических условиях.

Исторический трагизм стада заключается в том, что оно обречено на гибель в будущем. Эволюционная пластичность этих животных ограничена. Из-за этого уже в новой истории исчезли многие виды животных, среди которых европейский тур, морская корова. Под угрозой исчезновения находятся зубр, бизон, овцебык, горал, китообразные, виды птиц, ведущие групповой образ жизни.

В стаде все члены ассоциации не должны выделяться, должны быть максимально похожими друг на друга. Белой вороне, альбиносу в стаде оленей, зебре, потерявшей полосатость, гибель грозит в первую очередь. В стаде не приветствуются не только морфологические изменения отдельных особей, но и их функциональные и этологические модификации. Следовательно, у животных в составе больших групп не поощряется и развитие психики. *Ограничения в части научения* отмечаются на протяжении всего онтогенеза. В ранний постнатальный период они особенно заметны. Зрелорождаемые животные склонны к облигатному научению путем импринтинга, подражания, реакции следования. Но прогрессивному развитию психики способствует факультативное научение, которое у коллективных (прежде всего копытных) животных не развито. Именно факультативное научение привносит в психику животных неординарные адаптивные способности, которые служат залогом эволюционирования вида по мере неизбежного изменения среды его обитания, оскудения традиционных кормовых ресурсов, появления новых врагов и болезней.

У животных с относительно низким уровнем развития психики групповое поведение может быть и причиной массовой гибели. В горах зимой во время снежных бурь сенсорная психология овец не обеспечивает адекватные поведенческие адаптации. Пряча голову под брюхо соседям и слепо перемещаясь из наветренной части отары в центр или на подветренную сторону, животные утрачивают контроль за направлением движения. В результате вся группа может мигрировать в опасном направлении, например к обрыву или к глубокому ущелью, забитому снегом. Если в такой ситуации человек не вмешается в управление движением отары, то животные обречены на гибель.

Близкие к овцам по физиологии козы имеют более высокий уровень развития ЦНС и, соответственно, более развитую психику. Поэтому в неблагоприятных условиях они ведут себя более адаптивно, а именно, предчувствуя непогоду, козы заранее отыскивают укрытия и, не паникуя, пережидают в них ненастье.



ГЛАВА 12

СТРУКТУРА АССОЦИАЦИЙ ЖИВОТНЫХ И МЕХАНИЗМЫ ЕЕ ПОДДЕРЖАНИЯ

При наблюдении за поведением групповых животных обращают внимание на то, что между отдельными членами ассоциации существует полное взаимопонимание. Со стороны группа функционирует как единое целое. Представим хотя бы журавлиный клин, пчелиную семью или стаю беспризорных городских собак. Поведение отдельных особей в ассоциации может быть неадекватным обстановке, но поведение ассоциации подчинено законам биологической целесообразности. В дикой природе, как, впрочем, и в искусственных ассоциациях (стадо коров, отара овец или стадо гусей), в группах на постоянной основе поддерживается видотипичный порядок. Организационные механизмы ассоциации животных (не толпы) делают группу особей более эффективной биологической единицей в адаптации к среде обитания (раздражителям) по сравнению с животным-одиночкой.

Ассоциация животных из случайного скопления превращается в организованное сообщество благодаря иерархии внутри сообщества. Иерархия складывается в группе животных, конкурирующих между собой за достижение одной и той же цели[73]. Конкурентные отношения могут иметь различное проявление. Чаще других наблюдается конкуренция из-за пищи, из-за половых партнеров, удобных мест отдыха.

История изучения иерархических отношений животных уходит к началу XX в. В свое время Т. Шелдрупп-Эббе обратил внимание на строгий порядок, который устанавливается в стае деревенских кур при свободном выгуле. Этот порядок распространяется на все сферы совместной деятельности: очередность потребления корма, выбор места для полуденного отдыха или ночлега и др. Куры постоянно проявляют агрессию друг к другу. Однако вектор агрессии имеет закономерную направленность, т. е. лишен случайности.

Каждый конкретный член куриной стаи проявляет агрессию (клюет) по отношению к строго определенным особям этой группы. В то же время этот же член куриного сообщества сам периодически подвергается нападкам со стороны некоторых кур. Ранжирование членов сообщества происходит в результате драк. Победитель силой отвоевывает более высокое положение в сообществе и получаемые при этом привилегии. В группе на длительное время устанавливаются ранговые отношения. Причем установленный порядок не удается нарушить искусственно.

Между доминирующими и подчиненными членами сообщества может быть не одна ступенька, а длинная многоступенчатая лестница. Позиции животных на

[73] *Панов Е. Н.* Поведение животных и этологическая структура популяции. М., 1983.

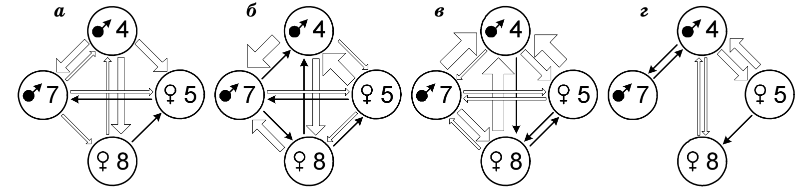


Рис. 103 *Социограмма взаимодействий тамарисковых песчанок:*

а — миролюбивые взаимодействия; *б* — агрессивные взаимодействия; *в* — избегания; *г* — ритуализированные агонистические взаимодействия (по В. С. Громову, 2000).

иерархической лестнице этологи обозначают буквами греческого алфавита от альфы до омеги. В соответствии с этой классификацией вожак группы, занимающий высшую иерархическую ступень, именуется альфа-особью, а особь, стоящая на последней ступеньке, — омегой.

При изучении конкурирующих отношений между отдельными особями в составе сложившейся группы производят подсчет агонистических действий отдельных особей относительно других членов группы. Цифровой материал таких исследований принято выражать в виде социограмм, на которых стрелками отображают направленность и частоту социально направленных действий животных (рис. 103).

На рис. 103 отражены различные взаимодействия зверьков в составе группы из 2 самцов и 2 самок в летний период. Толщина стрелки отражает частоту взаимодействий. Рисунок *б* свидетельствует, что самец № 4 проявлял высокую степень доминирования по отношению к самцу № 7. У самца № 4 отмечено больше контактов с самками. Агрессивные взаимодействия между самками были редкими (рис. 103*г*).

Исследования, выполненные на разных видах животных, показали, что такая избирательная агрессивность к себе подобным характерна для многих видов животных разного уровня организации (моллюски, членистоногие, рыбы, птицы, млекопитающие). Признано, что иерархия является универсальным инструментом поддержания порядка при коллективном сосуществовании животных. Со временем у этологов накопился большой фактический материал об иерархическом соподчинении групповых животных и стали понятны механизмы поддержания порядка в группе. Теперь ясно, что главным инструментом поддержания иерархии является агрессия, которая базируется на физической силе. Р. Шовен отмечает, что для благополучных (процветающих) сообществ характерна очень жесткая (если не жестокая) иерархия[74].

Как правило, крупные (следовательно, физически более сильные) особи доминируют над более мелкими (слабыми) членами группы. Однако имеются и многочисленные исключения из этого правила. Так, самки с детенышем имеют более высокий ранг (по крайней мере, на период выращивания молодняка). Над иерархией стоят молодые животные, не достигшие еще возраста половой зрелости, например волчата в стае или львята в прайде.

В природе встречается несколько разновидностей иерархии: линейная, нелинейная, авторитарная. Границы между ними достаточно условны. Так, например, у кур можно обнаружить элементы и линейной иерархии, и нелинейной иерархии. Отношения же петуха и кур в стаде подпадает под понятие «авторитарная иерархия». Петуху подчиняются все члены группы. Еще более выраженные очертания авторитарной иерархии просматриваются в ассоциациях горилл, мустангов или домашних лошадей при табунном содержании (рис. 104).

J. H. Crook обращает внимание на то, что у животных с высокоорганизованной психикой иерархические отношения не огра-

[74] *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972.

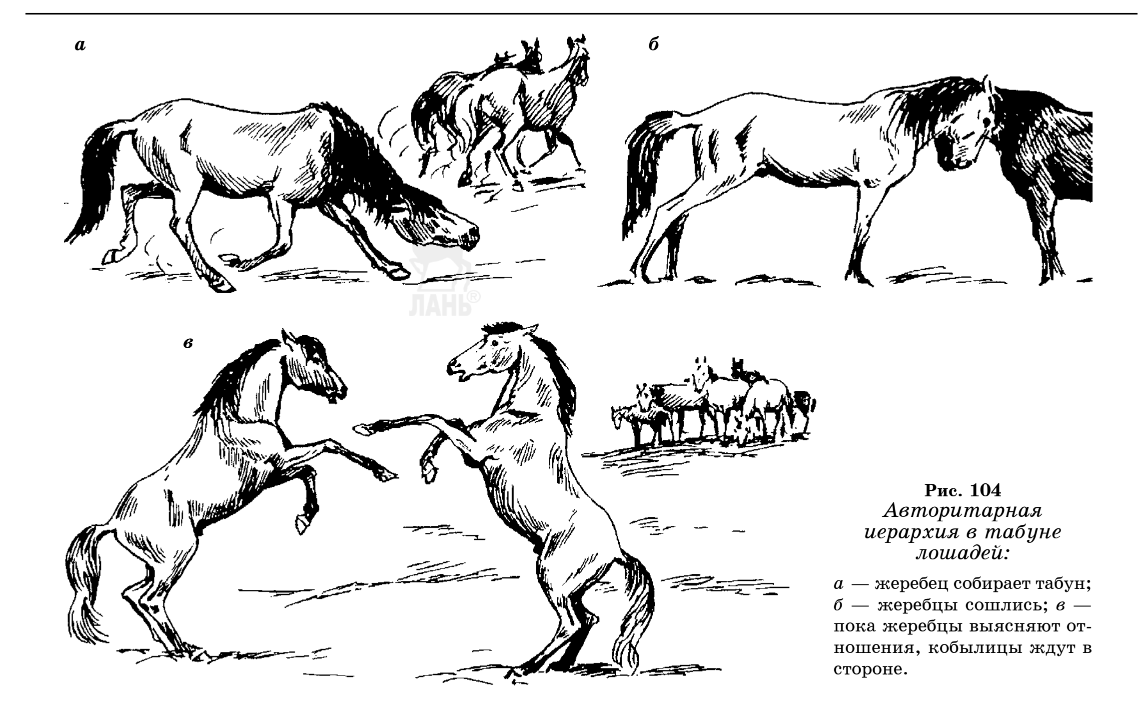


Рис. 104
Авторитарная иерархия в табуне лошадей:

а — жеребец собирает табун; *б* — жеребцы сошлись; *в* — пока жеребцы выясняют отношения, кобылицы ждут в стороне.

ничиваются агрессивными действиями[75]. У обезьян большое значение имеет сотрудничество отдельных членов стаи для достижения желаемого результата. Причем сотрудничество может иметь две разные формы. Первая — «кооперация» — предполагает совместные действия членов группы для достижения результата, полезного для всех. Например, обезьяны (впрочем, как и другие виды животных — волки, гиены, вороны) объединяют усилия для оказания совместного отпора потенциальным врагам или объединяются для успешной охоты. Бобры демонстрируют коллективные действия при строительстве плотин и хаток для совместного использования.

Другая форма сотрудничества заключается в некоей трудовой «специализации». При этом отдельные члены стаи выполняют целенаправленные действия, необходимость которых для данной особи в данный момент времени не очевидна. Но они полезны для всей группы в стратегическом смысле. Так, отдельные члены семейных групп берут на себя обязанности по уходу за чужими детенышами (так называемые тетки у обезьян, гиен, волка) в то время, как настоящие родители этих детенышей занимаются другими делами (охота, охрана, питание).

Допускается и наличие альтруизма в ассоциациях животных. По классическому определению, *альтруизм — это готовность пожертвовать своими личными интересами (потребностями) на благо других членов сообщества*. Проявлением альтруизма выступает самоотверженная защита вожаком стаи бабуинов детенышей, когда на стаю нападает крупный хищник, превосходящий по физической силе данного вожака. Проявлением альтруизма можно считать и самоотверженную защиту своего котенка кошкой, когда ему угрожает что-то чрезвычайно опасное, например большая собака.

У песчанок можно наблюдать интересное явление взаимной (социальной) чистки (груминга), в которой принимают участие две особи разного ранга (см. рис. 105).

[75] *Crook J. H.* The socio-ecology of primates // Social Behaviour in Birds and Mammals. London; New York, 1970.

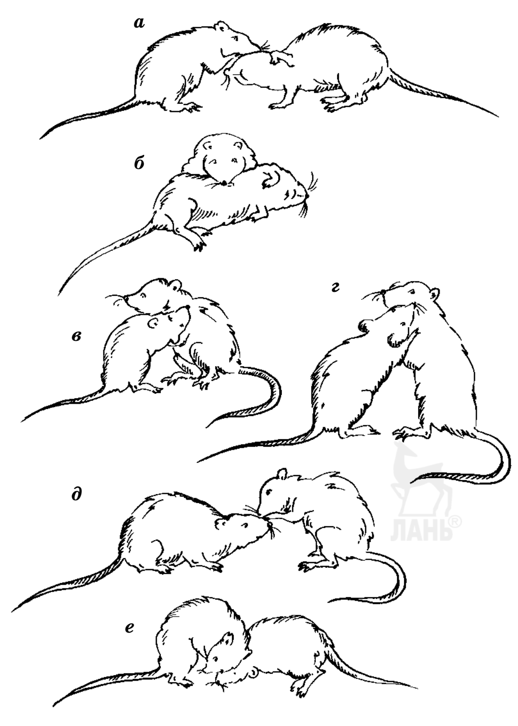


Рис. 105
Взаимная чистка (груминг) у песчанок (В. С. Громов, 2000) (пояснения в тексте)

Чистка начинается с того, что субдоминантная особь демонстрирует позу «подставления» для чистки (рис. 105*а*, *б*). В этом случае чистку проводит доминантная особь.

Субдоминанты чистят доминирующую особь осторожно, занимая нижнее положение по отношению к доминанту (рис. 108*в*, *г*). Чистка головы ритуализирована у песчанок особым образом. Если чистку головы α-особи производят субдоминанты, то делают они это крайне осторожно, дабы не спровоцировать агрессивные действия доминирующей особи (рис. 105*д*). Доминантная особь при чистке головы зверьку с более низким рангом ведет себя бесцеремонно — наваливается на последнего всем телом (рис. 105*е*).

Участие доминирующих особей во взаимной чистке тела подчеркивает высокую биологическую значимость данной процедуры для всех членов сообщества.

12.1. ПРОЯВЛЕНИЕ ИЕРАРХИИ У ЖИВОТНЫХ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ РАЗВИТИЯ ПСИХИКИ

Иерархия у беспозвоночных. Иерархия при коллективном существовании животных базируется не только на драках. Результат физического единоборства отдельных животных принимается участниками на длительный период, т. е. установление иерархических отношений возможно при наличии у соперников способности к научению и распознаванию, по крайней мере, видотипичных признаков доминирования или подчинения. Иерархические отношения устанавливаются в группах животных со сложной психикой. Поэтому иерархический порядок не просматривается в скоплениях одноклеточных и кишечнополостных животных. Нет оснований говорить и об иерархии у червей.

Картина меняется с появлением у животных нервной системы, в которой происходит морфофункциональное обособление головного ганглия. Именно головной ганглий обусловливает резкое усложнение психики и локомоций. Вероятно, наиболее ранним проявлением иерархии в животном мире можно считать отношения, возникающие между отдельными особями у головоногих моллюсков, например осьминогов. Эти животные конкурируют за территорию и за самок.

По мнению Р. Шовена, иерархические отношения демонстрируют некоторые виды раков. Так, раки родов Orconestes и Cambarellus в лабораторных условиях устанавливают иерархию за четыре дня. Очевидно, что эти животные способны к индивидуальному распознаванию и оценке друг у друга социально значимых черт. Иерархия раков базируется на агрессивных действиях, при помощи которых животные получают территориальные преимущества со всеми вытекающими отсюда последствиями (надежное убежище, доступность пищи, доступность самок).

Иерархические конфликты раков схожи по технике с таковыми более высокоорганизованных животных. В схеме выяснения отношений раков выделяют четыре этапа:

- индивидуальное распознавание;
- демонстрация поз агрессивных намерений;
- физический контакт соперников (таранные действия, удары клешнями);
- бегство более слабого дуэлянта.

Насекомые представляют наиболее многочисленную группу в пределах царства животных. Большинство процветающих видов насекомых ведут групповой образ жизни. При этом ассоциации насекомых ни в коей мере нельзя рассматривать как неорганизованную орду. В ряде случаев (пчелы, шмели, осы, муравьи) сообщества насекомых имеют настолько сложную структуру, что при изучении поведения этих животных приходят на ум аналогии с человеческим обществом.

В основе коллективной жизни многих видов насекомых заложена все та же иерархия. Скажем, у полевых сверчков (Acheta campestris) описана линейная иерархия, в основе построения которой лежит физическая сила отдельных членов сообщества. Ранговые отношения устанавливаются путем настоящих драк.

Драка — не единственный инструмент выяснения иерархических отношений у сверчков. Как правило, более крупный и сильный сверчок имеет более высокий ранг. Однако при прочих равных условиях сверчок, занимающий трещину в земле, имеет более высокое положение в «обществе». Особь, перелинявшая раньше, имеет более высокий статус по сравнению с физически более сильным насекомым, но в состоянии линьки. Наконец, спаривание самца с самкой автоматически отражается на его иерархическом положении. Спаривание повышает его ранг.

Большое значение для выяснения иерархических отношений сверчков имеет их вокализация. Установлено, что стрекот издают самцы-победители или самцы, охраняющие свою территорию. Побежденный самец не стрекочет. А если он издает стрекот, то тем самым выражает несогласие с результатом боя и предлагает партнеру его продолжить.

Описана иерархия и у других видов насекомых (осы, жуки). В классе насекомых иерархия не всегда имеет линейный характер, т. е. выстраивается пропорционально физическим возможностям отдельных особей. Например, у чернотелок (Tribolium sp.) иерархия основана на половом и возрастном признаке индивидуума. Самцы всегда доминируют над самками, молодые особи — над старыми. Здоровые насекомые подавляют больных и покалеченных.

Иерархия у рыб. Рыбы обладают высокоразвитой нервной системой, которая позволяет достаточно тонко оценивать изменения, протекающие в окружающей среде. Многие виды рыб способны различать индивидуальные признаки и, следовательно, ранг соплеменников. Благодаря этим особенностям центральной нервной системы у рыб могут формироваться сложнейшие иерархические взаимоотношения.

Экспериментально доказано наличие иерархии у таких рыб, как хромисы, платипециллии, барбусы, клариевые сомы, эпиплатисы, макрогнатусы. Особенностью иерархии рыб можно считать ее сильную ориентированность в сторону территориальности.

Наблюдения за эпиплатисами Шапера в аквариумных условиях показали, что в группе из 4–6 особей в течение 10–14 дней устанавливаются иерархические отношения, распространяющиеся на территорию, кормовые ресурсы и самку. Для этого вида рыб приоритетными зонами аквариума являются верхние слои. Первые 2–3 дня совместного освоения нового аквариума сопровождаются чередой драк. В результате выявляется самец-лидер (альфа-особь), который приходит в состояние агрессивного возбуждения при передвижениях

в верхних слоях аквариума как самцов, так и самок. Альфа-самец гоняется за другими рыбами и наносит удары хвостом и головой до тех пор, пока преследуемая особь не спрячется в укрытии (кокосовый орех, заросли растений и пр.).

Как было отмечено выше, иерархия формируется и в группе цихлидовых рыб. Однако у этих рыб трудно провести границу между иерархическими отношениями и территориальным поведением. Если в большой аквариум поместить несколько пар хромисов-красавцев (не менее трех пар), то можно стать свидетелем их специфических территориально-иерархических отношений.

Довольно быстро самцы захватывают территорию (участки дна), доступ к которой разрешен лишь самке. Самцы устанавливают границы своих участков при помощи драк. Интересно, что при наличии трех и более пар рыб в одном аквариуме между парами формируются иерархические отношения. Альфа-самец захватывает самый большой участок аквариума. Бета-самец довольствуется участком меньшей площади. Омеге выделяется самый маленький участок. Далее, между альфой и бетой возникают постоянные мелкие стычки, результатом которых является пересмотр границ принадлежащих им участков.

Наблюдения за хромисами однозначно свидетельствуют, что самцы этого вида хорошо распознают друг друга. Альфа-самец ведет постоянное наблюдение за бета-самцом и не обращает внимания на омегу в случае, если последний не выходит за рамки той скромной роли, которую ему отвели доминирующие самцы. В свою очередь, бета-самец очень внимателен к альфа-самцу и в то же время демонстрирует некоторое пренебрежение к омеге.

Ранжированные отношения наблюдаются в группах далеко не всех видов рыб. Не установлено ранговых отношений в группах данео, неонов, гуппи, гамбузий, сеголетков и двухлетков карпа, неполовозрелых тиляпий.

Иерархия у птиц. Качественный скачок в развитии этологии как самостоятельной научной дисциплины в первой половине XX столетия произошел благодаря тому, что этологией занялись два увлеченных орнитолога — К. Лоренц и Н. Тинберген. Все их теории, имеющие общебиологическое значение, возникли на основе изучения поведения птиц.

У птиц по сравнению с другими группами животных стереотипы поведения имеют предельно резкие проявления, а в ряде случаев просто они шаржированы. Вспомним тетеревиный ток, драки петухов, ритуальные танцы индюков или танцы журавлей. Поведение птиц более понятно для человека в силу того, что сенсорное восприятие мира у птиц и у человека во многом совпадает.

Явление иерархии наиболее детально изучено именно у птиц. Исторически так сложилось, что основы учения об иерархии у животных были заложены в результате изучения поведения кур. Но далеко не все птицы, ведущие групповой образ жизни, демонстрируют иерархические отношения. Многие виды (воробьи, галки, грачи, куропатки) объединяются в анонимные стаи. Представления об иерархических отношениях животных в группе получили форму научной концепции в работах Т. Шелдерупп-Эббе[76]. Автор обнаружил, что порядок клевания друг друга у кур строг и сохраняется длительное время. Причем драки среди кур происходят только в самом начале формирования стаи. После непродолжительного силового противостояния куры обыкновенно уступают друг другу без силового сопротивления в соответствии с первоначально распределенными ролями. Большое значение в понимании друг друга у кур имеют позы.

Если характеризовать класс птиц в целом, то следует отметить, что у птиц в срав-

[76] *Schjelderupp-Ebbe T.* Social behavior of birds // Handbook of Social Psychology / Ed. C. Murchison. Clark Univ. Press, Worcester. Mass., 1935.

в верхних слоях аквариума как самцов, так и самок. Альфа-самец гоняется за другими рыбами и наносит удары хвостом и головой до тех пор, пока преследуемая особь не спрячется в укрытии (кокосовый орех, заросли растений и пр.).

Как было отмечено выше, иерархия формируется и в группе цихлидовых рыб. Однако у этих рыб трудно провести границу между иерархическими отношениями и территориальным поведением. Если в большой аквариум поместить несколько пар хромисов-красавцев (не менее трех пар), то можно стать свидетелем их специфических территориально-иерархических отношений.

Довольно быстро самцы захватывают территорию (участки дна), доступ к которой разрешен лишь самке. Самцы устанавливают границы своих участков при помощи драк. Интересно, что при наличии трех и более пар рыб в одном аквариуме между парами формируются иерархические отношения. Альфа-самец захватывает самый большой участок аквариума. Бета-самец довольствуется участком меньшей площади. Омеге выделяется самый маленький участок. Далее, между альфой и бетой возникают постоянные мелкие стычки, результатом которых является пересмотр границ принадлежащих им участков.

Наблюдения за хромисами однозначно свидетельствуют, что самцы этого вида хорошо распознают друг друга. Альфа-самец ведет постоянное наблюдение за бета-самцом и не обращает внимания на омегу в случае, если последний не выходит за рамки той скромной роли, которую ему отвели доминирующие самцы. В свою очередь, бета-самец очень внимателен к альфа-самцу и в то же время демонстрирует некоторое пренебрежение к омеге.

Ранжированные отношения наблюдаются в группах далеко не всех видов рыб. Не установлено ранговых отношений в группах данео, неонов, гуппи, гамбузий, сеголетков и двухлетков карпа, неполовозрелых тиляпий.

Иерархия у птиц. Качественный скачок в развитии этологии как самостоятельной научной дисциплины в первой половине XX столетия произошел благодаря тому, что этологией занялись два увлеченных орнитолога — К. Лоренц и Н. Тинберген. Все их теории, имеющие общебиологическое значение, возникли на основе изучения поведения птиц.

У птиц по сравнению с другими группами животных стереотипы поведения имеют предельно резкие проявления, а в ряде случаев просто они шаржированы. Вспомним тетеревиный ток, драки петухов, ритуальные танцы индюков или танцы журавлей. Поведение птиц более понятно для человека в силу того, что сенсорное восприятие мира у птиц и у человека во многом совпадает.

Явление иерархии наиболее детально изучено именно у птиц. Исторически так сложилось, что основы учения об иерархии у животных были заложены в результате изучения поведения кур. Но далеко не все птицы, ведущие групповой образ жизни, демонстрируют иерархические отношения. Многие виды (воробьи, галки, грачи, куропатки) объединяются в анонимные стаи. Представления об иерархических отношениях животных в группе получили форму научной концепции в работах Т. Шелдерупп-Эббе[76]. Автор обнаружил, что порядок клевания друг друга у кур строг и сохраняется длительное время. Причем драки среди кур происходят только в самом начале формирования стаи. После непродолжительного силового противостояния куры обыкновенно уступают друг другу без силового сопротивления в соответствии с первоначально распределенными ролями. Большое значение в понимании друг друга у кур имеют позы.

Если характеризовать класс птиц в целом, то следует отметить, что у птиц в срав-

[76] *Schjelderupp-Ebbe T.* Social behavior of birds // Handbook of Social Psychology / Ed. C. Murchison. Clark Univ. Press, Worcester. Mass., 1935.

нении с рыбами больше морфофункциональных оснований для иерархических отношений. У птиц хорошо развиты передний мозг и сенсорные системы. Они способны к тонкому детализированному восприятию окружения. О. Меннинг справедливо отмечает, что предпосылкой стабильной иерархии в сообществах птиц является индивидуальное узнавание особей. Птицы не смогли бы существовать длительное время в больших группах, если бы не имели возможности узнавать друг друга. В противном случае у них имели бы место бесконечные драки.

Цыплята начинают распознавать друг друга довольно рано — в десятидневном возрасте. В этом возрасте они способны отличить членов своей группы от чужих цыплят того же возраста и породы. Определяющее значение во взаимном узнавании цыплят имеет голова. Искусственное изменение внешнего вида цыплят в пределах своей стаи (изменение окраски, ощипывание и дополнительное подклеивание перьев) не мешает узнаванию до тех пор, пока камуфляж не затронет головы цыпленка.

Иерархические отношения цыплята начинают устанавливать позже: петушки в возрасте 7–8 недель, молодки в возрасте 8–9 недель. Вначале иерархия устанавливается только среди одновозрастных птиц. Более старые петухи и куры относятся к молодняку как к субдоминантным особям.

Интересно, что одна и та же птица в разных группах имеет неодинаковое ранговое положение. Исследователи изучали ранг одной и той же курицы в пяти разных стаях. При этом курица занимала различное положение в новых ассоциациях: 2, 6, 2, 4 и 7-е место. Для выяснения своего ранга курице достаточно провести в незнакомом окружении всего один час. Установлено, что альфа-особь, однажды потерявшая свое лидирующее положение в незнакомой стае, на некоторое время понижает свой ранг при возвращении в свою группу.

Количественная оценка способностей кур к индивидуальному распознаванию показала, что эти птицы способны быстро установить свой ранг среди 27 своих соплеменников. У кур хорошая память. После недельного отсутствия (жизни в других куриных сообществах) и возвращения в начальную группу птицы сразу же ведут себя соответственно изначально установленному иерархическому рангу.

Каковы же признаки, принимаемые в расчет при выяснении иерархических отношений среди кур? Таких признаков по крайней мере три. Это отсутствие линьки, размер гребня и живая масса птицы.

У кур в группе количество наносимых друг другу клевков не отражает реального положения птицы. Клюются птицы более низких рангов. Доминантные птицы подтверждают свой высокий ранг не клевком, а всем своим внешним видом. На всех уровнях иерархии куры демонстрируют свои симпатии и антипатии.

Иерархия в группе кур распространяется прежде всего на сексуальную жизнь. Альфа-петух обладает абсолютной властью над курами. Он не позволяет другим петухам спариваться с курами своего гарема. Странным выглядит то, что иногда послабление выпадает омеге-петуху. Возможно, что альфа-петух не воспринимает омегу в качестве серьезного бойца-соперника. И такое пренебрежительное отношение альфы по отношению к омеге распространяется на все сферы иерархических отношений, включая обладание самками. Подмечено, что субдоминантные петухи, защищенные от преследований доминирующего самца, не повышают своей половой активности. Частота спариваний с самками у них остается на том же уровне, что и в присутствии альфа-петуха. При наличии в стаде нескольких петухов часто развивается гомосексуализм, который проявляется в том, что высокоранговые петухи пытаются спариваться с петухами более низкого иерархического положения.

Субдоминантные куры несут меньше яиц по сравнению с курами высоких рангов.

Неожиданным оказалось открытие иерархических отношений у цыплят. Между учеными нет единого мнения о том, к какому возрасту эти отношения складываются. Вероятно, этот процесс находится под влиянием нескольких факторов: породной принадлежности, условий инкубации яиц, условий содержания птицы и т. д. У инкубаторских цыплят породы леггорн иерархия формируется к двухмесячному возрасту. Игровые турниры у цыплят можно наблюдать уже на 5–7-й день жизни. В этот период они наскакивают друг на друга подобно взрослым петухам. Ударов клювом или лапами цыплята при этом не наносят. По-настоящему цыплята начинают клеваться в 1,5–2-месячном возрасте.

Среди петушков и курочек закладывается параллельная иерархия. У петушков она устанавливается на 1,5–2,0 месяца раньше, чем у молодок. Иерархия у молодняка не столь консервативна, как у взрослых кур. Она медленно изменяется по мере взросления птицы.

Известно, что уровень агрессивности самцов коррелирует с концентрацией тестостерона в их крови. Однако введение мужских половых гормонов молодым петушкам не влияет на их иерархическое положение в группе. В то же время введение петушкам женских половых гормонов снижает их агрессивность. Такие самцы не инициируют конфликтные ситуации и не отвечают на действия агрессивных членов группы, т. е. уступают и, следовательно, понижают свой иерархический ранг.

Аналогичный результат получен и на молодках. Под влиянием введения женских половых гормонов снижается агрессивность птиц и происходит понижение их ранга. Назначение мужских половых гормонов молодкам либо не изменяет их иерархического положения в стае, либо повышает его у некоторых птиц.

У других видов домашней птицы ранговые отношения изучены не столь хорошо, как у кур. В литературе имеются сообщения о доминировании в стаях домашних и диких индеек, причем принципы построения иерархических отношений у диких и домашних индеек одинаковы. В разнополых группах иерархические отношения устанавливаются к 5–6-месячному возрасту. Начиная с 3-месячного возраста индюшата устраивают потасовки. При этом они наносят друг другу клевки и удары лапами.

Иерархические отношения у самок домашней индейки сходны с таковыми домашних куриц. Единожды установленная иерархия действует среди самок продолжительное время. У самцов же иерархические отношения нестабильны и постоянно пересматриваются путем драк. Однако прежде чем вступить в силовое единоборство, индюки используют средства ритуализации.

В смешанных группах самцы всегда доминируют над самками, взрослые особи — над молодыми. Установлены также некоторые породные особенности иерархии индеек. При прочих равных условиях (возраст, живая масса, отсутствие линьки) черные индейки доминируют над серыми и бронзовыми индейками (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997).

У диких птиц (гусей, уток, голубей) устанавливаются специфические иерархические отношения. Так, в брачный период у тетеревов, глухарей, уток устанавливается иерархия среди самцов, которая базируется на драках. Однако обладатель наибольшей физической силы не во всех случаях получает преимущества на спаривание с самкой (или самками), поскольку право выбора может принадлежать самке.

В тундре, где по соседству могут гнездоваться птицы разных видов, исследователи наблюдают сложную семейную иерархию. В частности, одна семья, например, белых гусей, может доминировать над ближайшими соседями того же вида и семьями других видов водоплавающих птиц. Доминанты (гусак, гусыня и гусята) демонстрируют согласованные агрессивные

действия по отношению к соседям. Доминирование семьи распространяется на территорию и кормовые ресурсы.

Иерархия среди грызунов. В процессе одомашнивания мышей и крыс (выведения специальных лабораторных линий) человек целенаправленно селекционировал необходимые признаки у животных. Одним из наименее желательных признаков для лабораторных животных считалась их агрессивность. В результате постоянной выбраковки и искусственного отбора производителей с желательными для человека свойствами удалось создать популяции, лишенные этого недостатка. Поскольку основой иерархических отношений является агрессивность животных, то у лабораторных мышей и крыс вместе с агрессивностью исчезли и выраженные иерархические отношения.

Поэтому яркую иерархию в отношениях можно наблюдать только у диких или прирученных мышей и крыс.

У взрослых мышей из диких популяций складываются территориально-иерархические отношения. До года молодые самцы не проявляют агрессии. Самцы старших возрастов устанавливают иерархию линейного характера. В случае неповиновения самцы устраивают жестокие драки. Семейные группы мышей на внедрение чужака отвечают сплоченными действиями и самоотверженно защищают свою территорию. В оборонительных действиях принимает участие даже подсосный молодняк.

Среди факторов, повышающих ранг животных, помимо физической силы следует отметить лактацию. Лактирующая самка может оказать физическое давление даже на альфа-самца из своего клана.

Настоящие драки среди мышей одной группы редки. Как правило, подчиненность и доминирование устанавливается на основе демонстрации соответствующих поз и ритуалов. Преследователь наносит субдоминанту символический укус, не причиняющий ему большого вреда. Поза подчиненности у самцов и самок мышей проявляется неодинаково. У самцов убегающая особь безоговорочно считается побежденной. Самка редко убегает от доминирующей мыши. Она скорее прижмется к полу и издаст писк, после чего преследование прекращается. Ритуал подчинения проявляется и в том, что побежденная особь становится на задние лапы и подставляет незащищенное горло.

У лабораторных белых крыс не возникает классической иерархии. Некоторую конкуренцию за корм можно наблюдать среди очень голодных самцов, а также в группе самцов, стремящихся спариться с самкой в состоянии эструса.

Иерархия крыс в диких популяциях своеобразна. Исследователи выявили всего три ступеньки в иерархических отношениях этих животных. Причем можно говорить о том, что у крыс существуют не альфа-, бета-, омега-индивидуумы, а альфа-, бета- и омега-группы.

В колонии крыс, выросших вместе, порядок поддерживают сразу несколько животных с одинаково высоким рангом. В этой организации отношений легко выделить только низшее звено, т. е. группу низко поставленных животных. Последние имеют мелкие размеры, поскольку постоянно недоедают, и массу шрамов на теле, поскольку часто подвергаются нападениям высокоранжированных крыс. Им явно достается меньше корма и больше агрессивных действий со стороны доминантных членов колонии. Еще большую неприязнь в колонии крыс вызывают чужаки. При их появлении аборигенная популяция сплачивается в своей решимости растерзать незваного гостя.

Исследователи отмечают, что в естественной среде обитания в составе колоний отсутствуют омеги. Вероятно, они покидают территорию своей колонии в поисках лучшей судьбы. Странно также и то, что в колониях крыс наблюдается высокая смертность среди самцов на фоне сравнительной дружелюбности среди знакомых животных одного ранга.

До сих пор у исследователей поведения крыс не сложилось единого мнения относительно признаков, которые вызывают агрессивные действия со стороны соплеменников. Есть мнение, что нападение вызывается фактом движения. Подтверждается оно тем, что агрессия со стороны нападающих прекращается, если обороняющаяся особь прекращает сопротивление и просто замирает.

Однако весьма вероятным выглядит и то, что нападение провоцируется незнакомыми запахами. По крайней мере, агрессия самцов подавляется запахами детенышей и специфическим запахом колонии, к которой он принадлежит. У самцов различна реакция на самок, находящихся на разных стадиях полового цикла.

Иерархия у лошадей. Лошади являются типичными стадными животными. Для этих животных характерна способность к индивидуальному распознаванию. Признаки, создающие индивидуальность отдельной лошади, включают внешний вид животного, индивидуальный запах, а также вокальные особенности. При первой встрече двух незнакомых лошадей животные проявляют друг к другу повышенный интерес без элементов враждебности. Исследовательское поведение в подобной ситуации сводится к тому, что животные после предварительного взаимного осмотра и (возможно) голосового приветствия переходят на тщательное взаимное обнюхивание. Вначале лошади обнюхивают друг другу голову, затем тело. Завершается знакомство обнюхиванием зада, включая корень хвоста. Некоторые лошади начинают знакомство с обнюхивания репицы хвоста незнакомца.

E. S. E. Hafez[77] выделил 4 фазы в ритуале знакомства лошадей:

- осмотр на расстоянии в процессе кружения вокруг друг друга с элементами вокализации и демонстрацией реакции Флешмана у жеребцов;
- соприкосновение храпом;
- соприкосновение мордой;
- взаимное обнюхивание.

При формировании взаимной симпатии в процессе знакомства в последней фазе лошади начинают пощипывать друг друга за загривок. При возникновении антагонизма уже на третьей фазе знакомства животные издают резкое ржание, поворачиваются друг к другу задом и пытаются нанести удары задними конечностями.

Ожесточенные драки возникают только между жеребцами в случной период. В драке соперники используют передние и задние конечности и зубы. Жеребцы стремятся приблизиться, схватить противника зубами за шею, сбить с ног. Находясь в выгодной позиции, жеребец стремится нанести сильный удар задними конечностями в грудь соперника. Во время драки жеребцы поднимаются на дыбы, комбинируя удары копытами и укусы, издают резкие звуки — комбинацию ржания и визга.

Поединки кобыл не имеют такого ожесточенного характера. Они ограничиваются несколькими ударами задних копыт. Побежденный и победитель выявляются быстро. Более слабая кобыла прекращает сопротивление и убегает от более сильной лошади.

В группах из знакомых лошадей порядок поддерживается при помощи иерархии. В целом более высокий ранг в табуне получают животные старших возрастов и животные физически более сильные. Причем доминирование жеребца над кобылой или мерином устанавливается далеко не всегда.

Альфа-лошадь диктует другим членам группы направление движения по пастбищу, а также пресекает стычки, возникающие среди подчиненных особей. Часто позицию альфа-особи получает самое агрессивное животное в группе.

В группах гаремного типа (с жеребцом и кобылами репродуктивного возраста) устанавливается своя иерархия. Роль вожака (альфа-особь) здесь играет жере-

[77] *Hafez E. S. E.* The behaviour of domestic animals. London, 1962.

бец. Обыкновенно гарем включает 7–8 кобыл. Среди кобыл в пределах табуна формируются отдельные иерархические отношения на основе возрастных особенностей, а также физической силы. Иногда жеребец помогает одной из кобыл занять альфа-позицию. При внимательном изучении поведения табуна выясняется, что далеко не всегда жеребец является вожаком в группе. Он, безусловно, занимает лидирующую позицию в группе. В его первостепенные обязанности как доминанта входят такие функции, как охрана табуна и регулирование направления миграции. Однако в пределах группы предводителем может быть не он, а одна из кобыл. Это логично, поскольку в основе иерархии лошадей заложена агрессия, но жеребец агрессии по отношению к кобылам не проявляет.

Жеребец не агрессивен и по отношению к молодняку до определенного возраста. Он покровительствует жеребятам подсосного периода. Но с определенного момента его отношения с собственными детьми начинают меняться. Жеребец стремится удерживать молодых жеребчиков на периферии табуна, а кобыл кучно в середине группы. В возрасте 1,5–2 лет жеребчики вынуждены покинуть гарем под давлением жеребца. Кобылки того же возраста имеют выбор: остаться в семье или присоединиться к группе молодых жеребчиков.

У лошадей при групповом содержании распространены дружественные отношения. Так, кобылы, выросшие вместе, предпочитают держаться вместе не только в пределах своей группы, но и в группах незнакомых лошадей. Животные, находящиеся в дружественных отношениях, имеют в табуне одинаковый иерархический ранг, вместе пасутся и отдыхают.

Между половозрелыми жеребцами такие отношения не описаны. Дружественные ассоциации образуют знакомые молодые жеребчики, а также жеребчики и кобылки. В то же время эти ассоциации вызывают раздражение и агрессивные действия у жеребца.

Отдельно надо сказать об иерархических отношениях в группах свободно живущих пони. Как правило, группы у пони формируются на основе родственных связей. В составе типичной семейной группы можно видеть кобыл с жеребятами и кобылками 2–3-летнего возраста. Кобылки старшего возраста покидают свои семейные группы и присоединяются к другим группам. При этом молодые кобылки отдают предпочтение группам старых кобыл с жеребятами на подсосе.

Жеребцы пони в составе группы находятся с весны по осень. На зиму они формируют собственные табуны, состоящие исключительно из самцов. Свои группы образуют и молодые жеребчики. Однако их ассоциации нестабильны. Их члены постоянно мигрируют из группы в группу. Некоторые жеребцы пони ведут одиночный образ жизни.

Иерархия у крупного рогатого скота. Технология современного скотоводства предполагает раздельнополое содержание крупного рогатого скота. Поэтому социальные отношения у этого вида животных описаны главным образом для ассоциаций, состоящих из самок (коров или телок) или бычков на откорме. Исключением здесь является мясное скотоводство, в котором практикуется включение в состав стада коров одного половозрелого быка. В последнем случае иерархическая роль быка аналогична таковой жеребца в гареме, т. е. бык занимает в группе лидирующее положение, поскольку его физические особенности таковы, что никем в составе группы его силовые преимущества над другими членами ассоциации и не оспариваются. Но его функция ограничивается охраной стада и покрытием коров в состоянии половой охоты. Социальные отношения основной группы сообщества (коров) регулируются при помощи иерархии. Крупный рогатый скот обладает хорошо выраженной способностью

индивидуального распознавания. Специальные исследования показали, что коровы при групповом содержании легко запоминают до 70 своих соплеменников.

Среди коров как мясных, так и молочных пород порядок отношений между особями базируется не только на физической силе и агрессивности отдельных животных. Не меньшее значение в процессе ранжирования животных имеет возраст и личный опыт коровы. Как правило, животные старшего возраста доминируют над телками и нетелями.

В стаде со сложившейся структурой иерархических отношений происходит разделение особей по принципу доминирования от альфы до омеги. У коров доминирование и подчиненность не имеет линейной характеристики, т. е. если альфа-корова занимает доминирующую позицию по отношению к бета-, гамма-, дельта- и омега-особи, то это означает лишь то, что она демонстрирует наименьший уровень терпимости к омега-особи. В отношениях между коровами, обозначенными как гамма — омега, порядок соподчинения может быть иным. Например, та же омега в отношениях с альфой может доминировать над дельта- или даже гамма-особью.

Кроме того, в структуре иерархических отношений выделяются ролевые позиции, которые предполагают своеобразную общественно-функциональную специализацию животных, занимающих эти позиции.

Так, среди коров можно обнаружить *лидера*. Это корова может быть средним животным с точки зрения физической силы, личного опыта или агрессивности. Но она всегда находится в голове стада и задает направление перемещения всей группе животных. Эта роль данного индивидуума принимается другими членами стада. Однако корова-лидер, скорее всего, не будет иметь никаких преимуществ перед другими членами (доступ к подкормке или водопою, выбор предпочтительных мест для отдыха). Иерархическая позиция этого животного в других обстоятельствах не является доминирующей по отношению ко многим другим животным. В основе отношений лидера и всего остального стада, вероятнее всего, лежит врожденная реакция следования, которая проявляется у зрелорождаемых животных с первых часов жизни.

Инициатор. Другой механизм приобретения личного опыта животных — подражание — создает предпосылки для появления в группе еще одного ролевого индивидуума — инициатора. Это животное, которое провоцирует других членов группы на новый тип действий. Его активность может совпасть с действиями лидера, но это необязательно. Причем каким-то загадочным образом абсолютное большинство стада, включая высокоранговых коров, попадают под влияние инициатора и слепо копируют его действия.

«Творчество» инициатора доставляет много хлопот пастуху. Так, инициатор раньше положенного времени может спровоцировать стадо на возвращение домой. Или предложить стаду уйти на водопой. Или во время летнего зноя и атак слепней инициировать неуправляемое паническое бегство всего стада с пастбища. Во время грозы инициатор может посеять панику в стаде, вследствие чего стадо рассыпается и также создает проблемы пастуху. Инициатор может послать необоснованный сигнал тревоги, например при виде собаки, из-за чего все стадо прекращает потреблять корм и замирает. Замечено, что корова-инициатор с неуравновешенным типом высшей нервной деятельности своими инициативами способна оказать заметное негативное влияние на молочную продуктивность всего стада коров. К счастью, негативное влияние инициатора сглаживается активностью другого (других) члена (членов) ассоциации, получившего название «контролера».

Контролер. Это особь (особи) в составе группы (стада), обладающая (-щие) способностью адекватно оценивать деятель-

ность инициатора. Большинство стада, прежде чем повторять действия инициатора, обращают свой взор на, так сказать, более «авторитетных» членов ассоциации. Это уравновешенные и опытные животные, которые в меньшей мере подвержены паническим настроениям. Какие бы провокационные действия ни исходили от инициатора, абсолютное большинство стада все-таки будет дожидаться реакции контролеров. Только после того, как контролеры примут предложение инициатора, т. е. повторят его действия (например, двинутся в сторону водопоя в жаркий день), все стадо принимает эту инициативу.

Иерархия среди овец. Ранговые отношения образуются как в группах овцематок, так и баранов. В однополых отарах младшие овцы подчиняются старшим. Поэтому настоящая иерархия устанавливается фактически среди животных одного пола и возраста. В группе самок роль лидера принадлежит старой, но физически еще сильной овцематке с большим количеством потомков. Эта овца выполняет роль вожака и имеет привилегии у кормушки, на водопое, при выборе места для отдыха. Она же принимает решения в трудных ситуациях, зачастую совмещая функции лидера, инициатора и контролера поведения отары.

В отаре баранов предводительствует самый сильный самец с большими рогами. Обыкновенно ему подчиняются как молодые, так и зрелые бараны. Большое значение для установления ранга среди баранов имеет размер их рогов. Если происходит потеря рога у одного из соперников в результате сражения, то это резко понижает его иерархическое положение. Агрессивные отношения среди самцов учащаются в присутствии самки в состоянии эструса. Альфа-самец стремится отделить овцематок в состоянии половой охоты от остального стада. Однако субдоминантные бараны продолжают следовать за ними, периодически вступая в драки друг с другом. От сражений с альфа-бараном они уклоняются.

Если один из баранов отказывается подчиниться вожаку, то происходит драка. Перед атакой бараны пятятся задом, удаляясь друг от друга на расстояние до 10 м. Затем самцы разгоняются и на полной скорости ударяются головами. Такие удары повторяются через 15–20 секунд и могут продолжаться до получаса. Обычно более слабый противник, почувствовав физическое преимущество соперника, опускает голову и покидает поле сражения. Однако бараны известны своим упорством. Когда сходятся равные по силе самцы и ни один не хочет уступать, они дерутся до изнеможения. Израсходовав все силы, бараны прекращают удары головой, прижимаются друг к другу боком и начинают давить друг на друга всем телом и головой. После непродолжительного отдыха конфликт разворачивается с новой силой и продолжается до тех пор, пока кто-то из соперников не уступит.

Овцематки таких турниров не устраивают. Их конфликт разрешается в результате демонстрации намерений или легкого удара головой в бок.

В смешанных, разнополых группах овец устанавливаются параллельные иерархии среди самцов и самок. Между самцами и самками в пределах одной отары драк не возникает.

В ряде случаев иерархические отношения могут быть достаточно запутанными. Подобную картину отмечают в ассоциациях обезьян-макак, бабуинов, волков, гусей и других животных. Порой животные кооперируются для того, чтобы обеспечить себе такое положение в группе, которое им невозможно получить в одиночку. Доминантой № 1 (вожаком) в таких ассоциациях, скорее всего, будет выступать самый сильный и зрелый самец. Но среди самок может доминировать далеко не самая физически сильная особь. Доминантой № 1 по женской линии становится самая приближенная (любимая) к вожаку самка, т. е. более сильные самки в таких ассоциациях вынуждены подчиняться физически менее

сильным членам группы. Основа подобных взаимоотношений — все та же агрессия, но с некоторой спецификой. В драках, возникающих между самками, вожак играет роль рефери. При необходимости он оказывает поддержку той самке (приближенной), поддержать которую считает нужным.

Еще один фактор подчинения лежит в сфере «чужой–свой». Внедрившийся на территорию группы чужак вынужден на первых порах подчиниться и занять одну из самых низких иерархических ступеней, даже если он физически сильнее любого из членов группы. Со временем он поднимется на более высокую ступень, но это произойдет позже.

Иерархия распространяется на многие сферы жизни животных. Во-первых, *иерархия касается порядка поедания пищи*. Как правило, первым ест вожак, последним (если пища остается) тот, кто занимает низшую ступень в данной ассоциации животных. В семейных группах такой порядок может быть нарушен кормящими самками или детенышами. Это наблюдается в львиных прайдах, волчьих стаях, лисьих семьях.

Во-вторых, в разнополых сообществах среди самцов устанавливается *иерархия за первоочередное обладание самками* в период гона или половой охоты у полициклличных животных.

В-третьих, иерархия затрагивает территориальные претензии членов сообщества, например, определяет *порядок расположения членов группы на отдых и сон*. Вожак и высокоранжированные члены группы занимают наиболее удобные и безопасные места. Деревенские куры ежедневно выясняют отношения при устройстве на ночлег. Петух занимает самую высокую жердь в курятнике, которую он может разделять только с самой приближенной курицей. Низкоранговые куры безжалостно изгоняются с этой выгодной позиции. На других жердях также идет борьба. Изгои беспощадно наказываются и сбрасываются вниз доминантными особями. Кроме того, между отдельными курами возникают драки и за пространство в пределах одной жерди. Путем драк куры определяют на насесте и расстояние до соседей справа и слева от себя. Наконец, у кур есть свои симпатии и антипатии. Наиболее бесправному члену куриного общества приходится обустраивать свой ночлег в наименее удобном и наиболее опасном месте курятника, например на полу у двери.

Изучение иерархических отношений животных в ассоциациях показало, что *смертельные схватки* в природе *встречаются крайне редко*. Обыкновенно более слабый соперник сдается (убегает) от победителя без серьезного кровопролития. Наблюдения за животными разных видов (куры, мыши, обезьяны и др.) показали, что на выяснение иерархических претензий уходит очень мало времени — около 1%. Смертельные исходы — явление крайне редкое, однако имеющее место в жизни животных (львы, горные козлы, олени, петухи). Чаще всего смерть наступает в результате случайного стечения обстоятельств — травмирования органов брюшной полости рогом, повреждения сонной артерии или яремной вены, повреждения мозга.

Подмечено, что опасные поединки животные проводят в благоприятное время года. Так, горные козлы дерутся за самок осенью, когда они имеют хорошие физические кондиции. В случае получения тяжелых травм пострадавший имеет возможность и время до наступления суровой зимы залечить раны и восстановить здоровье и физические силы.

У баранов определяющее значение при выяснении социального положения индивидуума в группе имеет размер рогов, масса тела, которые положительно коррелируют с возрастом животного. Реальные сражения затевают бараны с одинаковой величиной рогов. Особи с маленькими рогами подчиняются особям с большими рогами без драки.

Ритуальное значение имеют рога не только у баранов. У оленей самцы при наличии рогов занимают высшие ступени иерархической лестницы в стаде. Такое положение устанавливается на летне-осенний период. Но самцы северного оленя сбрасывают рога в зимний период. Это имеет серьезные социальные последствия. Без рогов самцы превращаются в субдоминантных особей. Поэтому зимой в стаде оленей доминируют беременные самки. Их доминирующее положение распространяется прежде всего на кормовые ресурсы. Зимой из-за толстого снежного покрова олений корм — ягель — становится труднодоступным. В этой ситуации доминирование самцов привело бы к гибели самок и потомства. Самки, получив иерархические преимущества перед сбросившими рога самцами, получают первоочередной доступ к кормам. Такая смена иерархических отношений между самцами и самками в суровых условиях Заполярья имеет большой биологический смысл.

Хищные животные, например волки, теоретически способны убить друг друга в схватке. Но в реальной жизни это бывает как исключение из правила. Обычно звери, конфликтующие по какому-то поводу, во время противостояния в большей мере действуют друг другу на психику. Они демонстрируют свое стремление к победе особыми позами, ненавидящим взглядом, показывают зубы, издают особые грозные звуки.

Домашние собаки (впрочем, как и все другие псовые) в конфликтных ситуациях демонстрируют позы, понятные другим членам стаи. По наблюдениям К. Лоренца, у псовых более слабый подставляет шею. (Правда, есть немногочисленные сообщения о том, что это неверное утверждение: R. Schenkel, 1967.)

В случае явного преимущества противника побежденный поджимает хвост, принимает жалкий вид, ложится на спину и поднимает лапы вверх. Между состоянием явного преимущества и доминирования и состоянием подчинения существует ряд промежуточных форм, которые находят отражение в особых позах и ритуальных действиях животных (рис. 106).

Не менее информативны и позы домашних кошек. Конфликты между котами разрешаются зачастую не в драках (хотя и они имеют место), а путем психологического давления на соперника. В ход идут особые и хорошо узнаваемые звуковые сигналы, специфические позы, мимика и химические сигналы.

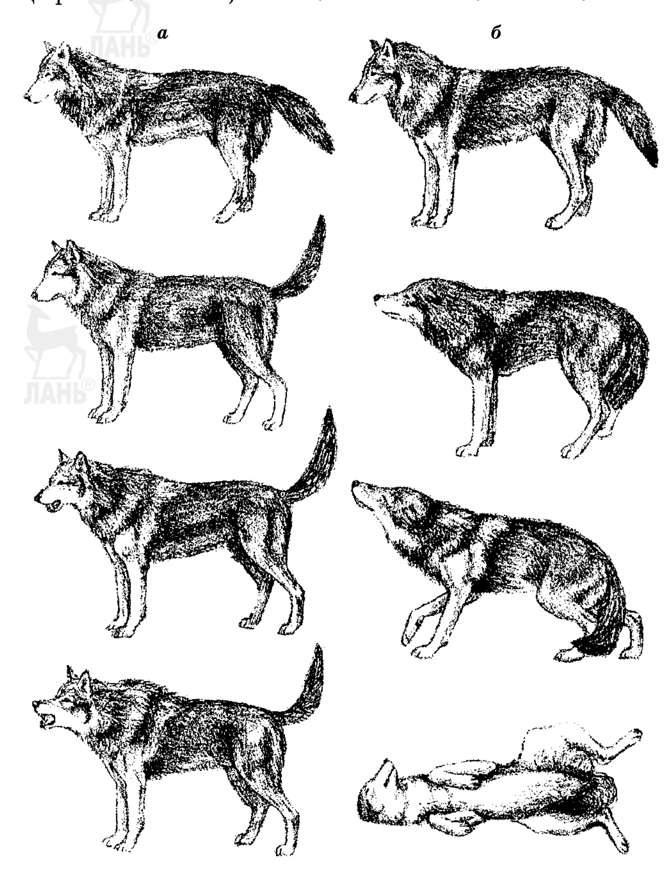


Рис. 106
Разные уровни доминирования (а) и подчинения (б)

У животных с высокоразвитой психикой при общении широкое применение находит мимика (приматы, кошачьи, псовые). Особенно убедительна мимика обезьян и кошек. У них на морде можно прочитать не только эмоциональное состояние (агрессия, испуг, удовольствие, радость), но и их ближайшие намерения.

Высокий уровень информативности обеспечивают положение тела, хвоста, ушей, оскал, характер и направление взгляда. Мимические сообщения противников столь доходчивы и убедительны, что только в редких ситуациях (противники равны по силе и имеют одни и те же претензии) споры не разрешаются в результате психологического противостояния и перерастают в драку, т. е. агрессивное поведение хищников в значительной мере *ритуализировано*.

Особенно убедительны в этом отношении спектакли домашних котов. Как всем известно, их драки заканчиваются смертельным исходом крайне редко. В литературе имеются сообщения о котах-убийцах, но такие случаи буквально единичны. Традиционно их стычки начинаются с демонстрации особых поз, мимики и специфической вокализации. При этом коты производят мочеиспускание с целью маркировки территории. Используемая ими в данной ситуации моча имеет сильный запах. Если психологическое воздействие неубедительно, то один из соперников начинает сокращать расстояние до противника, пытаясь убедить последнего в своем физическом преимуществе. И только после этого может вспыхнуть скоротечная, но свирепая драка. При физическом контакте один из драчунов довольно скоро определяет свою слабость и либо сдается и занимает позу подчинения (лапы кверху), либо убегает с поля брани. Поцарапанные морды, рваные уши и даже вытекший глаз — возможные и весьма вероятные последствия противостояния котов. Но они далеки от того, чтобы приводить к смертельному результату.

Зачастую животные обладают специальными органами или приемами, при помощи которых устанавливаются ранговые отношения. Довольно широкое распространение в природе получили химические вещества, которые применяются для ранжирования положения особей в группе. У копытных известны предглазничные пахучие железы, применяемые с этой целью. Кошки, собаки, медведи используют пахучую мочу, а также выделения параанальных желез. Часто имеет значение не только химический состав и концентрация химического маркера, но и высота нанесения метки.

Иерархия у свиней. Технология современного свиноводства предполагает объединение животных в группы. Так, первое время после рождения поросята находятся возле матери и в это время получают первый опыт социальной жизни. Позже поросят объединяют в группу отъемышей. Далее часть молодняка используется на откорме, часть животных отбирают на племя. На всех этапах онтогенеза свинья представляется социальным животным. Навыки групповой жизни в качестве инструмента адаптации животных востребованы с раннего возраста.

В хозяйствах группы свиней представляют собой искусственные сообщества, формирование которых производит человек в соответствии с хозяйственными задачами. Поэтому ассоциации свиней формируются из животных одного типа. Это предполагает, что в группу попадают животные одной породы, одного возраста и пола. В дикой природе характер и структура сообществ у свиней иные. Естественные ассоциации животных формируются на основе родственных связей.

Иерархия домашней свиньи лучше всего изучена на примере откормочного поголовья. Установлено, что свиньи на откорме устанавливают линейный тип иерархии. Иерархические отношения в группе ярче всего проявляются при кормлении животных. При раздаче корма все свиньи,

как правило, получают доступ к корму. Плотность посадки и фронт кормления животных обыкновенно рассчитывают так, чтобы все животные в группе одновременно помещались у кормушки. Для свиней характерно, что в самом начале кормления животные сосредоточены на корме и не обращают внимания на соседей. Но как только часть корма животными съедена, отдельные особи активизируются и отгоняют от кормушки других свиней. Таким образом, на заключительном этапе потребления корма в группе свиней очень ярко проявляются ранговые отношения.

Кроме борьбы за корм свиньи могут бороться и за территорию[78].

Линейный характер иерархии свиней в группе откорма имеет некоторые особенности. В пределах группы высшие места в иерархии занимают крупные и более сильные особи. Мелкие свиньи оказываются внизу иерархии. В смешанных группах на иерархическое положение свиньи может повлиять ее породная принадлежность. Например, свиньи крупной белой породы доминируют над животными беркширской породы. Выделяются в этом отношении и свиньи миннесотских пород. В смешанных группах представители указанных пород, скорее всего, займут доминирующее положение независимо от своих размеров.

В малочисленных ассоциациях между отдельными членами иногда складываются особые отношения. Имеется в виду, что две или даже три свиньи фактически занимают одну и ту же иерархическую ступеньку. Это, как правило, животные, равные по своим физическим данным и уровню агрессивности. Однако между двумя особями могут сложиться и просто дружеские отношения на основе взаимной симпатии.

Размер иерархически структурированных групп у свиней не превышает 18 особей (M. J. Bryant, 1970). Но чаще размеры иерархически организованных групп свиней составляют 7–10 голов. В неизменных условиях содержания установившаяся иерархия в целом сохраняется долго. При сложившейся иерархии каждое животное занимает свое место без применения силы. Однако с течением времени внутри группы ранговые отношения между отдельными близстоящими особями пересматриваются.

Удаление и возвращение отдельных животных в группу со сложившейся иерархией не изменяет общего порядка в группе свиней или положения отдельных ее членов. По свидетельству R. Ewbank и G. B. Meese (1971), удаление из группы альфа-особи не изменяет структуры сообщества. Лидер получает свою позицию в иерархии даже при возвращении в группу после 25-дневного отсутствия. Однако судьба омеги в подобной ситуации незавидна. 2–3-дневное отсутствие омега-особи повышает агрессивность более высокоранговых особей по отношению к ней при ее возвращении в группу.

Дополнительное введение в структурированную группу свиней нового члена сопровождается ростом общей возбудимости всех членов ассоциации и ростом их агрессивности. Новичок в данной ситуации может рассчитывать поначалу лишь на самое низкое ранговое положение. Однако после адаптации к новым условиям при наличии у новичка объективных качеств (физическая сила) и психической потребности в повышении своего ранга новая особь повысит свое иерархическое положение.

Стабильность иерархии основывается на способности отдельных членов группы к индивидуальному распознаванию других членов этой группы. Для свиней в индивидуальном узнавании наибольшее значение имеют обоняние и зрение. Индивидуальный запах животного составляет наиболее доверительную информацию в этом процессе. Менее значимым фактором выступает внешний вид животного.

[78] Pig production / Ed. D. J. A. Cole. London, 1972.

Таблица 17

Влияние плотности посадки свиней (группа из 8 особей) на проявление агрессивности

Особенности проявления агрессивных действий	Плотность посадки, м²/гол		
	Высокая (0,56)	Средняя (0,77)	Низкая (1,19)
Общее число драк	192	181	134
Количество драк с ясным исходом	61	67	75
Количество возмездий	45	43	21

Свиньи — животные с высокоразвитой психикой. В связи с этим они выделяются и по характеру агрессивных действий при выяснении межличностных отношений. Для свиней характерно такое явление, как возмездие (R. Ewbank, 1972), т. е. особь, подвергшаяся агрессивным действиям со стороны более высокоранговой особи, подчиняется. Однако она оставляет за собой право «отомстить» за нанесенную обиду. Подобное поведение низкоранговых особей снижает общий уровень агрессивности в группе. В то же время данная особенность психики свиньи является и одной из причин жестоких драк с тяжелыми последствиями. Провоцируют подобное поведение свиней технологические просчеты — высокая плотность посадки, узкий фронт кормления. R. Ewbank приводит такие данные (табл. 17).

Свою агрессивность свиньи проявляют прежде всего у кормушек. Однако борьба может возникнуть и за жизненное пространство, место для отдыха. Свиньи проявляют привязанность к определенному месту для отдыха, для дефекации и мочеиспускания. Имеются доказательства и того, что агрессия свиней повышается в помещениях с плохим микроклиматом и при плохом обращении с животными со стороны обслуживающего персонала[79].

В ассоциациях типа волчьей стаи порядок строг, но, тем не менее, он периодически пересматривается. Субдоминантные особи постоянно пытаются улучшить свой статус, т. е. проявляют агрессию по отношению к вышестоящим членам стаи. Доминирующие особи для подтверждения своего ранга должны демонстрировать свое физическое преимущество, т. е. наказывать непокорных, должны или же уступать им свое положение. Реально передвижение по иерархической лестнице происходит по мере взросления и возмужания молодняка. Изменения иерархии происходят и при развитии беременности у самок. Правом на беременность в стае обладают высокоранжированные самки. Однако если уж самка забеременела, ей гарантировано повышение на иерархической лестнице. Если преимущества беременной не принимаются другими самками, то ей помогает вожак.

Большое значение для бескровного ранжирования в составе группы животных имеют игры молодняка и взрослых. Если в процессе игры особь демонстрирует физическое преимущество, то, скорее всего, это преимущество будет признано членами ассоциации и не потребует дополнительных доказательств.

Таким образом, в структурированной группе животных доминирующие особи первыми едят и выбирают лучшую пищу, обладают преимущественным правом на спаривание, захватывают более удобный и безопасный участок для отдыха.

Чем тяжелее условия жизни животных, тем строже и четче иерархическая структура группы. Жесткая иерархия позволяет группе животных функционировать как хорошо отлаженный единый организм, в котором каждый член знает свое место и выполняет свои социальные функции.

[79] *Hemsworth P.H.* Behavioural principles of pig handling // Livestock Handling and Transport. 2nd ed. CABI Publishing, 2000.

Подобная организация позволяет животным получать такой полезный приспособительный результат, который недоступен одиночной особи этого вида в данных обстоятельствах. Поэтому столь эффективна охота стайных хищников на крупного зверя. Стая волков в состоянии справиться с лосем или даже бизоном (в Северной Америке), а прайд львов может с успехом нападать на буйвола. Коллективные действия приносят успех и при обороне. Так, овцебыки, зубры, бизоны отбивают атаки многочисленной стаи волков. Стая ласточек своими ловкими и бесстрашными нападками может привести в состояние полного отчаяния таких опасных врагов, как кошка или ястреб.

12.2. СМЕНА ИЕРАРХИЧЕСКОГО ПОРЯДКА

Структурированная группа животных обладает механизмом саморегуляции численности. Часто размер группы стабилизируется в соответствии с доступным количеством корма и территориальными возможностями.

В малых сообществах типа собачьей стаи количество членов определяется кормовыми ресурсами. При наличии большого количества корма самка регулярно дважды в год приходит в охоту, приносит приплод и успешно его выращивает. Далее происходит деление стаи на 2 (или 3) группы, которые получают свою территорию и кормовые ресурсы. В конце концов численность животных стабилизируется. Естественно, что такая динамика численности животных и формирование новых групп происходит при пересмотре иерархических отношений. Появляются новые члены группы, которые инициируют пересмотр ранговых отношений. При столкновении двух особей с лидерскими амбициями никто из соперников не захочет уступать пальму первенства в группе. Один из них будет вынужден покинуть стаю и увести с собой часть ее членов.

Интересные явления происходят в структурированном сообществе животных при внедрении в него новичка. Были проведены опыты на мышах. В группу мышей, занимавших вольер с хорошими кормовыми ресурсами, запустили новичка. Первая реакция на внедрение пришельца была вполне предсказуемой. Он подвергся нападениям со стороны членов группы. В результате он был вынужден довольствоваться ролью омеги, т. е. новичка приняли в группу, но при этом ему определили самую низкую иерархическую ступеньку. Но вскоре новичок получил то место в иерархии, которое соответствовало его претензиям и физическим возможностям.

Неожиданным последствием введения чужака в эксперименте было то, что с появлением в сообществе мышей новой особи у самок началась активизация репродуктивной функции. До начала эксперимента численность группы мышей ограничивалась кормовыми ресурсами через подавление половой активности самок. Появление в группе чужака, независимо от его индивидуальных качеств, всегда сопровождалось вспышкой размножения мышей. Исследователи сделали вывод: *ломка иерархии снимает ограничители плодовитости самок в стае.*

В иерархии животных происходят постоянные подвижки. Это логичные изменения расстановки животных, поскольку со временем животные стареют и утрачивают физическую силу. С другой стороны, молодняк подрастает, набирает силы и предпринимает попытки пересмотреть свое социальное положение. Молодые животные используют различные приемы для выявления более слабых, но занимающих более высокое положение в структуре группы. Если более высокий ранг занимает слабеющая особь, то драки не избежать. Результат — изменение иерархической лестницы. Молодой и сильный поднимается, а ослабевшая особь опускается по этой лестнице.

Поводом для драки в стае может послужить *территориальная претензия*. Обратите внимание, на каком расстоянии друг от друга располагаются на телеграфных проводах ласточки или скворцы. В этой цепочке расстояние между отдельными птицами составляет строго определенную величину. Если кто-то пытается сесть слишком близко к соплеменнику, последний «возмущается» и принимает меры для восстановления «правильной» дистанции. В конце концов новичок изгоняется (если он слабее) или же ему уступают место (если он сильнее). Однако у птиц можно обнаружить и прямо противоположное поведение. Щурки, одни из наиболее ярких пернатых нашей среднеевропейской зоны, на отдых располагаются цепочкой, как и скворцы. Но при этом они плотно прижимаются друг к другу и к тому же дружелюбно перебирают друг другу перья.

Схожим образом регулируют личное пространство коровы на пастбище. Причем это безопасное пространство особи определяет не количество доступного корма. То же пространство будет обеспечено животному и на отдыхе в стойле, и на водопое. Строго следят за соблюдением дистанции многие животные.

Не переносят «чувство локтя», т. е. физического контакта друг с другом на отдыхе, и домашние кошки. Интересно, что эти животные при групповом содержании конкурируют за жизненное пространство и не конкурируют за пищу. Поэтому они спокойно едят из одной миски, не проявляя при этом конфликтности по отношению к соседу.

Однако в проявлении пространственных претензий среди кошек имеются исключения. Например, бесшерстные кошки породы донской сфинкс демонстрируют избыточную социальность. На отдых они устраиваются кучно, контактируя друг с другом и согревая друг друга. Такая же особенность характерна и для одичавших шерстных кошек, образующих колонии на заполярных островах. Эти животные на период сна и отдыха в ненастье используют укрытия и плотно прижимаются друг к другу. Однако это вынужденная мера, вызванная особенностями терморегуляции и суровыми условиями жизни.

Жизненные приоритеты определяют иерархическую расстановку особей в группе совместно проживающих собак. Животные не предъявляют пространственных претензий друг к другу на отдыхе и во время сна. Спят вповалку, часто (молодняк) друг на друге. Однако при приеме корма собаки в стае демонстрируют большие строгости. Порядок и последовательность поедания пищи у них определены жестко. Первым ест вожак (самая сильная особь), далее по иерархическому подчинению. Исключение может быть сделано только для маленьких щенков. Чаще всего физически сильные и уверенные в себе вожаки прощают вольности и шалости щенкам. Последним ест (если что-то останется) омега-особь. В случае, когда животные очень голодны, то страх у субдоминантных особей подавляется чувством голода. Они пытаются поесть вне очереди, т. е. раньше высокоранговых собак. Это порождает неизбежные драки. Причем пока конфликтующие собаки выясняют отношения, прочие члены стаи (включая низкоранговых) могут съесть всю пищу. Однако конфликты во время приема пищи у стайных хищников не являются поводом для пересмотра иерархических отношений. В целом в стае хищников, объединенных родственными узами, с ярко выраженным лидером изменить иерархию очень сложно. Эффективность поиска пищи, организации охоты, оборонительной тактики и в целом богатый жизненный опыт — эти навыки и личностные качества отдельной особи в составе группы полезны для всех членов группы. От этих качеств отдельных членов группы зависит выживание всех. Социальная роль лидера группы велика. Однако не многие особи в группе животных способны выполнять роль вожака.

12.3. ВОЖАКИ

Вожаками становятся особи с высоким иерархическим рангом, лидерство которых принимается большинством группы. Алгоритм становления лидера не всегда понятен. Бывают два типа вожаков. Вожак-лидер, за которым все следуют (олени, овцы, крупный рогатый скот, козы), и вожак-руководитель, который не только ведет за собой группу, но и организует сложные совместные действия (охота, оборона, поиск пищи) и регулирует взаимоотношения животных низких рангов.

Выделяется ли лидер на фоне стада или стаи? Далеко не всегда. Те особи, которые имеют резкие внешние отличия на фоне большинства (окраска, запах, особенности локомоций и др.) имеют больше шансов быть замеченным и даже пойманным врагами прежде других членов стаи (стада).

При выборе жертвы голодный хищник выбирает в качестве жертвы ту особь, которая чем-то отличается от прочих животных (мелкая особь, хромающая особь, особь, испускающая посторонние запахи, и др.). Чем однороднее группа животных, тем сложнее хищнику выбрать объект для нападения. И, соответственно, выделяющаяся особь не имеет шансов стать лидером.

Наблюдения за животными показывают, что существует несколько механизмов формирования вожаков. Однако всегда лидером признают особь, которая обладает личностными качествами, полезными для большинства.

А. Вожаком может быть *особь с богатым личным опытом*, который становится достоянием всего сообщества. Этот путь можно смоделировать в эксперименте. У рыб, птиц, крыс (у отдельных особей) вырабатывают условный рефлекс на дачу корма. Затем обученную особь возвращают в родное сообщество. В составе группы животных такая предварительно обученная особь раньше других подходит к кормушке и получает корм. Члены группы начинают внимательнее следить за этой особью и подражать ей. Результатом следования за этой особью является пищевое подкрепление. Поэтому рядовые члены группы признают за ней лидерство.

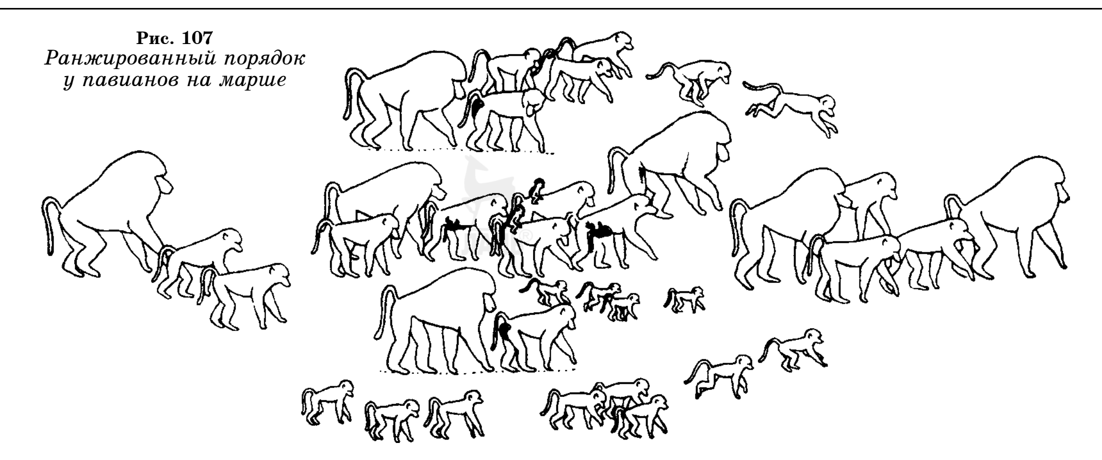
У снежных баранов и домашних овец вожаком обычно бывает старая опытная самка, которая знает все тропы. Именно такой лидер принимает спасительные для всех решения при приближении ненастной погоды, нападении хищников или при поиске кормных мест.

Б. Другим вариантом формирования лидера служит *личная храбрость* одной особи на фоне трусости большинства. Этот механизм хорошо прослеживается на северных оленях. При испуге животные собираются в плотную группу. Однако в таком состоянии стадо не может уклониться от угрожающей опасности. Но стадо охотно последует за тем оленем, который возьмет на себя смелость вырваться из группы и устремится прочь от опасности. В данном случае тактика отделения от стада одной особи (губительная в других условиях) приводит к тому, что стадо последует за смельчаком и большинство будет спасено. Выделившийся из толпы смельчак становится вожаком.

В. Особый механизм становления вожака у собак и волков. У этих животных стаю возглавляет обычно *сильная и опытная самка*. Однако она не всегда обладает достаточной физической силой для всеобщего признания в качестве вожака. Ей в этом помогает альфа-самец. В случае смерти самки-вожака стая распадается. Ее члены пытаются войти в состав других структурированных групп. Но лидерство в стае может взять на себя другая самка, если у нее достаточно богатый личный опыт и она уже предпринимала попытки улучшить свой ранг при жизни вожака.

Самец-вожак возникает в группах с ярко выраженным территориализмом. Это наблюдается у диких лошадей, зебр, зубров, горилл, бабуинов и других видов

Рис. 107
Ранжированный порядок у павианов на марше



животных, занимающих открытые пространства. Такой вожак должен быть сильнее других физически, следовательно, выделяться на фоне группы. Лидерство такого вожака абсолютно (пища, место, самки).

Вожак-руководитель помимо привилегий имеет и тяжелые обязанности. В случае возникновения опасности для возглавляемого им сообщества вожак первым выступает на защиту своих подопечных, порой с риском для собственной жизни. Так, в стае обезьян, в табуне лошадей, в стаде зубров или бизонов при возникновении опасности вожак занимает место в группе с наиболее уязвимой стороны. При этом роль ведущего стадо берет на себя старая опытная самка (кобыла, корова и т. д.). В этой ситуации самец-вожак защищает своих субдоминантных сородичей.

У слонов и обезьян вожак выводит свою стаю (стадо) к водопою. Эта рутинная процедура в засушливых районах, в частности в Африке, таит в себе большую опасность. К источнику воды рано или поздно приходят все животные. Этим пользуются хищники. Они часто поджидают свою жертву именно у водопоя. Так поступает леопард, лев, гиены. Кроме того, в крупных водоемах обитают крокодилы. Пришедшая на водопой группа, возглавляемая вожаком, не станет пить воду до тех пор, пока место водопоя не обследует вожак. У многих видов животных вожак голосом дает установку своим соплеменникам не подходить к воде, если он заподозрил какую-то опасность.

Показательна в этом отношении структура ассоциаций павианов. Для них характерна иерархия «многосамцового» типа, т. е. лидерство в группе принадлежит нескольким особям. Наиболее наглядно иерархия в группе павианов проявляется в маршах по равнинным участкам (рис. 107). Главный самец занимает положение в центре группы рядом с самками и их детенышами. Недалеко от вожака шествуют два самца более низкого ранга, но допущенные к спариванию. Возглавляют и замыкают шествие молодые сильные самцы низкого ранга.

Личностные качества вожака отчасти врожденные, а отчасти являются индивидуальными приобретениями в процессе онтогенеза. В эволюционном ряду роль врожденного поведения уменьшается, а роль личного опыта возрастает при формировании лидера. У животных с примитивной психикой на роль лидера пригодны единицы, поскольку большинство имеет ограниченные способности к факультативному научению. Так, анализ формирования лидеров в отаре овец показал, что из 600 животных всего 4 особи были пригодны на роль вожака. Чабан обратил внимание на то, что эти овцы еще в незрелом возрасте (до 1 года) в критической ситуации, когда отару охватывала паника, брали на себя смелость принятия решения,

позволявшего отаре выйти из затруднительного положения. Они выходили из толпы и первыми бросались в бурный поток для переправы на другой берег. Они первыми начинали движение по глубокому снегу и выводили отару из снежного заноса.

У животных с более развитой психикой лидерство принимает на себя особь, которая быстро и охотно научается. А группа быстро перенимает полезное приобретение индивидуума. Так, у обезьян большее любопытство и склонность к научению проявляют самцы. Японец Д. Утани при изучении поведения макак заметил, как один самец из опытной группы случайно снял обертку с конфеты, после чего всегда ел конфеты без обертки. Через некоторое время все члены стаи ели конфеты, предварительно удаляя с них фантики. В соседних стаях макаки продолжали есть конфеты с оберткой.

В другом опыте исследователи наблюдали за тем, как один из макаков случайно бросил горсть песка, перемешанного с зернами, в воду, что облегчило ему процесс сортировки зерна и песка. После этого случая самец стал всегда отделять зерно от песка при помощи воды. Подражая этому самцу, все члены группы стали поступать именно так, как их лидер. В случаях с макаками наглядно видно, что склонность отдельной особи к быстрому обучению с общественно полезным результатом ценится в группе и может стать основанием для признания этой особи лидером. Склонность к быстрому научению отражает выраженные адаптивные способности индивидуума. У такой особи больше шансов на выживание, ее личный опыт помогает выжить всему сообществу.

Лидерские качества формируются прежде всего у свободных, не обремененных постоянными семейными заботами особей. У обезьян самка всегда чем-то озабочена: кормление детеныша, поиск корма для себя, защита от посягательств самцов и пр. Самец более свободен. У него больше вероятность столкнуться с новым неизвестным предметом, явлением или событием. И ему приходится на них соответствующе реагировать, т. е. научаться. Поэтому у самца личный опыт богаче и у него больше возможностей раскрыть свой генетический потенциал и больше шансов стать вожаком.

Таким образом, для вожака-руководителя характерны такие черты, как большая физическая сила, отвага и амбициозность, богатый личный опыт, предполагающий хорошее знание местности, включая кормовые угодья и места водопоя, недоверчивость ко всему постороннему, своевременное распознавание опасности и желание обезопасить и защитить своих сородичей.

12.4. МАЛЫЕ СОЮЗЫ

Основными мотивами образования малых союзов (брачных пар) является *половое влечение* и *любовь*. Эти два вида малых ассоциаций животных имеют одни и те же тактические задачи, но разные стратегические цели ассоциирования. В одном случае пара образуется лишь на период половой охоты самки. Уже в период постэструса самец утрачивает интерес к самке, а самка начинает агрессивно вести себя по отношению к самцу, т. е. *брачный союз на основе взаимного полового влечения животных (похоти)* возникает только с одной целью — совокупления и оплодотворения. Системообразующим фактором этого типа союза выступает сексуальное томление (дискомфорт) и оргазм, которым завершается половой акт. Продолжительность существования такого союза невелика и не превышает 2 недель (собаки, кошки). Чаще этот период значительно короче. Этот тип брачных союзов можно наблюдать у собак, кошек, свиней, крупного рогатого скота, медведей.

В ряде случаев количество животных в брачном союзе больше двух (собаки, кошки, киты). Однако самка в этих ситуациях

может отдавать предпочтение лишь одному самцу (волки, лоси, медведи, иногда кошки). Но это уже разновидность «брачного союза на основе любви», т. е. на основе личностных предпочтений половых партнеров.

Тем не менее союзы на основе похотливого влечения держатся главным образом на единовластных претензиях самцов, которые за счет физической силы и агрессивных действий принуждают самку к совокуплению. Самке чаще безразлично, с каким самцом спариваться. По окончании половой охоты самки взаимоотношения половых партнеров превращаются во взаимно враждебные. Самец после завершения половой сессии с одной самкой скорее всего будет озабочен поисками других самок в состоянии половой охоты с той же задачей — удовлетворения своей похоти.

Малые союзы на основе любви предполагают взаимное влечение двух особей противоположного пола с целью создания семьи на длительное время. Взаимоотношения партнеров в малых союзах на основе любви предполагают не только совокупления особей в период половой охоты самки, но и длительное совместное проживание на ограниченной территории до и после половой охоты самки. В брачных союзах, сформированных на основе любви, партнеры держатся вместе в период ухаживания самца за самкой, в период беременности (насиживания) самки и совместно воспитывают (выкармливают, обучают) общее потомство.

Любовные союзы образуются на длительный период — не менее 1 сезона. Совместная деятельность самца и самки в таком брачном союзе включает добычу пищи (охоту), охрану своей территории от посягательств представителей своего вида и животных других видов, гнездостроительство у рыб, птиц и приматов, выкармливание и обучение потомства. Подобные отношения половых партнеров возникают в группах животных разного уровня эволюционной организации. Малые союзы на основе любви описаны у рыб (тиляпия, колюшка, судак, маслюк, пинагор), птиц (попугаи-неразлучники, голуби, гуси), млекопитающих (волки, лисы, приматы).

Психология любви малопонятна. По каким признакам происходит подбор супругов — неясно. Но очевидно, что существуют определенные биологически значимые признаки, которые распознаются будущими супругами друг у друга и являются для них привлекательными. Поскольку взаимное влечение особей индивидуально, т. е. не имеет видотипичности, можно предположить, что узнавание привлекательных признаков у представителей противоположного пола формируется в процессе онтогенеза.

Подмечено, что любовные союзы не образуют близкородственные и совместно проживающие с раннего возраста животные. Следует обратить внимание и на то, что общебиологическая стратегия размножения предполагает у многих видов привлечение партнера противоположного пола за счет усиления различных индивидуальных свойств (физическая сила и размер самца, яркость окраски, вокальные данные у птиц, интенсивность выделения феромонов, искусство подношения подарков и т. д.). Отсюда следует, что главным критерием при выборе полового партнера является *степень отличия* одной особи от другой. Это логично, так как даже внешние отличия могут иметь в своей основе генетическое разнообразие. А генетическое разнообразие — это главное преимущество полового размножения над бесполым размножением.

У людей подмечено, что для мужчин более привлекательными выглядят женщины, внешний вид которых сильно разнится с внешним видом сестер и матерей этих мужчин. Блондинам более красивыми кажутся брюнетки, брюнетам — блондинки. Люди с малым ростом привлекают высокорослых. Кареглазые отдают предпочтение голубоглазым и сероглазым и т. д. Такая стратегия выбора усиливает то преиму-

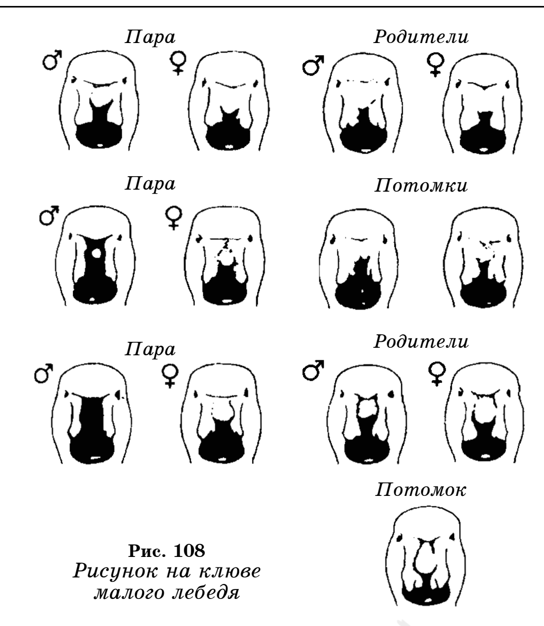


Рис. 108
Рисунок на клюве малого лебедя

щество, которое обеспечивает половое размножение, т. е. генетическое разнообразие.

Похожее явление наблюдается и у животных. Например, птенцы импринтируют образ родителей. Впоследствии полового партнера они будут выбирать по признакам, отличным от тех, что имели родители, т. е. использовать принцип «от противного». Так, малый лебедь распознает родственников по рисунку на клюве (рис. 108).

При сравнении рисунка клюва лебедей, образующих пару, с рисунком на клюве их родителей видно, что при выборе супруга птицы отдают предпочтение тем особям, у которых рисунок клюва иной в сравнении с их родителями. Так птицы решают две задачи: избегают инбридинга и расширяют генетическое разнообразие будущего поколения.

Подобные видотипичные признаки имеются не только у лебедя. Они характерны для животных всех видов. Причем не всегда в их основе лежит разница в окраске определенных частей тела. В ряде случаев для молодняка имеют значение неприметные для человека индивидуальные отличительные черты, как то: размер и форма рогов, особенности строения носового зеркала и ноздрей, особенности волосяного покрова, общие очертания тела или головы. Кроме того, у молодняка имеет место химический и звуковой импринтинг. Детеныши запоминают тончайшие особенности химического и звукового портрета своих родителей (родителя).

Импринтинг на образ матери имеет большое значение для самцов. После полового созревания самцы при выборе полового партнера с целью образования семьи будут использовать в качестве отправной точки отсроченный импринтинг образа собственной матери. При возможности выбора предпочтение будет отдано той особи, которая по ряду признаков отличается от материнского образа.

Таким образом, малые союзы на основе любви обеспечивают высокую эффективность воспроизводства вида при относительно невысокой плодовитости. При этом обеспечивается генетическое разнообразие и исключается инбридинг внутри популяции на фоне небольшой численности половых партнеров.



ГЛАВА 13

ЯЗЫК ОБЩЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В АССОЦИАЦИЯХ

Жизнь животных в группе упорядочена. Существуют определенные правила поведения, которые выполняют все члены сообщества. При этом они оказывают влияние друг на друга, вынуждены уступать друг другу. Коммуникация (обмен информацией между отдельными особями) выступает важнейшим рычагом как стабилизации, так и дестабилизации структуры ассоциаций животных. Набор инструментов, обеспечивающих коммуникацию, зависит от сложности организации сообщества и психики ее отдельных членов. Чем сложнее психика животного, тем богаче арсенал знаков и сигналов, обеспечивающих коммуникацию особей. Язык общения животных с высокоразвитой психикой не ограничивается ритуальными позами. У таких животных отмечается эмоциональная окраска действий с выраженной мимикой и развитой вокализацией действий и намерений.

Общение животных осуществляется по нескольким каналам связи. Поведение индивидуума в сообществе животных опирается на афферентацию, поступающую от зрительного, слухового, обонятельного, тактильных, болевых и других анализаторов. В отдельных случаях животные воспринимают и сами испускают особые сигналы — ультра- и инфразвук (киты, летучие мыши, слоны), инфракрасное излучение (насекомые, змеи), электрическое поле (электрические рыбы), т. е. при общении друг с другом животные используют те же механизмы рецепции раздражителей, что и при взаимоотношениях с внешней средой.

Для адресной передачи информации у животных в процессе эволюции выработался набор видотипичных сигналов. Эти сигналы понятны и адекватно воспринимаются прежде всего представителями данного вида (группы). Некоторые сигналы предназначены представителям других (возможно, всех) видов животных (врагов, пищевых и территориальных конкурентов).

В группе каждое животное следит за действиями ближайших соседей. В пределах стада эти действия видотипичны, т. е. понятны всем членам данной ассоциации. В многочисленных ассоциациях одно животное не в состоянии уследить за всеми соплеменниками. А группа должна адекватно и слаженно реагировать на изменения во внешней среде. Реакция стаи рыб (данио рерио, анчоусы) практически мгновенна, хотя опасность воспринимается лишь особями, оказавшимися в момент опасности во внешнем ряду стаи. Специальные исследования показали, что скорость распространения волны возбуждения в стае рыб в 10 раз превышает бросковую скорость отдельной особи. Как это возможно?

Интересны наблюдения за отарой овец (Л. М. Баскин, 1971), возвращающейся в конце дня в свое стойло, где иногда пастухи оставляют лакомство — зерно, комбикорм. Первыми к кормушке устремляются вожаки. Остальные с большим нетерпением напирают сзади. Однако, если кормушка в этот вечер пуста, то лидеры стада издают разочарованные звуки типа «мэ-э-э!». Сигнал недовольства тут же повторяется ближайшими соседями и по цепочке передается наиболее удаленным от кормушки овцам. В результате вся отара мгновенно переориентирует свое движение, теряя интерес к кормушке. В этой ситуации буквально за секунду звуковая информация доходит до всех членов сообщества, а движение отары имеет вполне упорядоченный характер.

Общение животных облегчается видотипичными морфологическими признаками — окраской тела, формой и размером рогов, хвоста. Гусята, утята, цыплята и другие выводковые птенцы замирают при предъявлении им макета ястреба и начинают призывно пищать при виде фанерного муляжа, повторяющего очертания гусыни, утки или наседки. Эти формы заложены в генетическую основу распознавания жизненно важных стимулов, т. е. являются врожденными качествами птенцов.

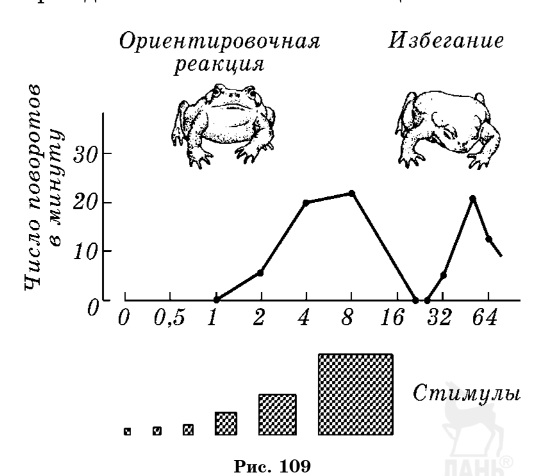


Рис. 109
Реакция жабы на квадраты небольшого размера (ориентировочная реакция) и большие квадраты (избегание)

Большое значение для *распознавания полов* имеет ранний постнатальный *импринтинг*. У многих животных в этот период происходит запечатление образа матери как типичного представителя женского пола данного вида. Импринтинг обеспечивает также узнавание сородичей по модели материнского образа.

Очень важное информативное значение для животных имеет размер соплеменника или представителя другого вида. Это наглядно демонстрирует эксперимент с лягушками и жабами. Предмет одной и той же формы, но неодинакового размера воспринимается животным различно[80] (рис. 109).

Жабу пугает большой квадрат, и она затаивается при виде такого предмета. Но в случае, когда квадрат имеет меньшие размеры, он активизирует у животного исследовательское поведение.

Глазомер и биологическая интерпретация величины предмета также относятся к врожденным свойствам животных. Размер соплеменника является убедительным доказательством его физического преимущество у кошек, собак и других животных. Размер отдельных частей тела также имеет определенное информативное значение. Это относится к размеру рогов у баранов, оленей. Оскал хищников есть не что иное, как демонстрация размера клыков.

Особое значение имеет набор поз и ритуальных действий, которые запускают строго определенные алгоритмы поведения у сородичей. Отдельные знаки, в терминах Н. Тинбергена и К. Лоренца, представляют собой пусковые раздражители.

А. А. Ухтомский в свое время подметил, что любое поглаживание кошки в состоянии эструса приводит к тому, что кошка принимает позу для спаривания с котом. Схоже ведет себя и самка северного оленя. Если олениха в упряжке «потекла»,

[80] *Мак-Фарленд Д.* Поведение животных. М., 1988.

то удар шестом (посыл) имеет прямо противоположный результат. Олениха подает свой зад назад, т. е. подставляется для садки.

Позы могут иметь и тормозящий локомоции результат. Так, у волка в драках более слабая особь подставляет изогнутую шею (сонную артерию, яремную вену), т. е. наиболее уязвимую часть тела. Результатом такого, казалось бы, нелогичного поведения более слабой особи является то, что очевидный победитель прекращает боевые действия. Такой же защитный эффект имеет и поза демонстрации незащищенного живота побежденного в положении на спине с вытянутыми вверх лапами, т. е. у хищников существует набор сигналов, контекстуальное значение которых читается как «я сдаюсь, потому что признаю твою силу». Поэтому драки волков не сопровождаются смертельным результатом. У псовых, как и у кошачьих, хвост имеет большое значение как инструмент коммуникации. Вероятно, повышенная конфликтность собак таких пород, как шнауцеры, боксеры и других, стандарт которых предполагает купирование хвоста, отчасти кроется в том, что другие собаки не в состоянии понять намерения бесхвостых сородичей. Из их общения выпадает важный источник ожидаемой информации. А это вызывает тревогу и приводит к агрессивным действиям.

Сходные стереотипы поведения в конфликтных ситуациях демонстрируют врановые птицы (вороны, грачи, во́роны). Побежденный подставляет победителю незащищенный глаз или затылок.

Своеобразна поза подчинения у обезьян.

У некоторых видов животных (обезьяны, кошки, собаки) хорошо развита *мимика*, которая используется для общения. Особенно выразительна мимика обезьян и кошек. У них на морде можно прочитать не только их намерения, но и оттенки эмоционального состояния (страх, ярость, тоска), которые усиливаются положением ушей, головы, хвоста, позой всего тела. Их мимические сообщения столь доходчивы и убедительны, что чаще пара конфликтующих котов разрешает свои спорные вопросы, не доводя дело до драки.

Более доступными и распространенными сигналами (по сравнению с мимикой) в животном мире являются *химические сигналы*. Эти сигналы применяются для маркировки территории, оповещении об изменениях в физиологическом состоянии организма. Волки, медведи и другие виды животных используют «парфюмерию» и для камуфлирования собственной персоны. С этой целью псовые вываливаются в падали или в кале копытных животных.

Химические сигналы применяются животными не только с целью привлечь к себе внимание. Они регулируют и отношения между хищником и жертвой. Так, хищные рыбы выделяют в воду вещества (кайромоны), которые выдают их присутствие и хорошо распознаются мирными рыбами. При повреждении поверхностных тканей рыб в воду попадают химические сигналы тревоги, предупреждающие других животных о потенциальной опасности.

B. D. Wisenden et al. вводили в литоральную зону водоема водную вытяжку из кожи черноносого окуня и фиксировали на видеокамеру поведение литоральных видов рыб в экспериментальной зоне[81]. После инъекции вытяжки кожи литоральные рыбы уходили из поля зрения видеокамеры. Такое же влияние на поведение рыб имела модель хищника — 43-сантиметровое чучело радужной форели. Одновременное предъявление мирным рыбам и модели хищника, и химических стимулов страха имело более выраженный эффект.

[81] *Wisenden B. D., Vollbrecht K. A., Brown J. L.* Is there a fish alarm cue? Affirming evidence from a wild study // Animal Behaviour. 2004. No 67. P. 59–67.

Особое место в коммуникациях животных занимает *вокализация*, или звуковое оповещение. Соловьиные трели, волчий вой есть не что иное, как заявка на территорию. Это предупреждение других о том, что данные кормовые угодья уже заняты и охраняются. Специфическая вокализация кошек имеет прямо противоположное предназначение. Она выступает сигналом сбора обычно ведущих уединенный образ жизни животных. Кваканье лягушек — также способ привлечения самок.

Волчий вой дополнительно информирует соседей о том, что в округе проживает данная личность. Это позволяет животным вести свой учет поголовья сородичей и на основе этого строить жизненные планы (создавать семейные группы, делить охотничьи угодья, снижать уровень агрессивности в отношениях).

Уровень развития вокальных способностей не отражает степень эволюционного развития животного. Наиболее разговорчивы насекомые (сверчки, цикады, кузнечики) и птицы. В этом отношении показательно, что человекоподобные обезьяны обладают меньшими вокальными способностями, чем, например, попугаи.

Экспериментально показано, что у птиц вокализация есть результат подражания. Это хорошо известно любителям канареечного пения, держателям попугаев и врановых птиц. Так, кенару противопоказано общество воробьев или попугаев. Такие соседи наверняка испортят репертуар даже самого одаренного от природы певца.

Язык поз и локомоций хорошо развит у общественных насекомых. У этих животных формируются многочисленные семьи с высоким уровнем разделения труда и специализации между отдельными членами. Семьи муравьев, термитов, пчел насчитывают десятки и сотни тысяч особей. Но каждый член сообщества выполняет строго определенную общественно-полезную функцию, не мешая при этом другим насекомым. Глядя на общественных насекомых со стороны, можно подумать, что их действия и поступки разумны. Однако у них нет морфофункциональной основы для разума. Все действия насекомых инстинктивны. В основе координации деятельности общественных насекомых лежит развитая способность к коммуникации отдельных членов. У этих животных хоть и отсутствует вторая сигнальная система, тем не менее им доступны разнообразные каналы связи. Интересно, что в общении насекомых широко распространены абстрактные символы, т. е. физические характеристики применяемых насекомыми знаков не имеют ничего общего с теми предметами и явлениями, о которые они информируют членов сообщества.

Большой вклад в расшифровку языка общественных насекомых внес лауреат Нобелевской премии Карл фон Фриш. Для наблюдения за пчелами ученый использовал улей с прозрачной стенкой. Он установил, что пчелы, вернувшиеся домой с обнаруженных ими новых источников взятка (нектар, пыльца), ведут себя по-особому. А именно, выполняют движения, названные «танцем», двух типов: круговые и виляющие. Танец пчелы является символическим. Первое предположение заключалось в том, что этими двумя различными локомоциями пчелы информируют семью о новых источниках нектара и пыльцы. Однако последующие исследования показали, что это не так и все значительно сложнее.

Ритуальные танцы пчел-разведчиков с большой точностью указывают рабочим пчелам место нахождения источника взятка и характер источника. Вернувшаяся

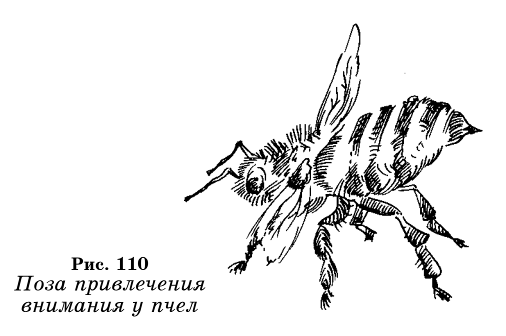


Рис. 110
Поза привлечения внимания у пчел

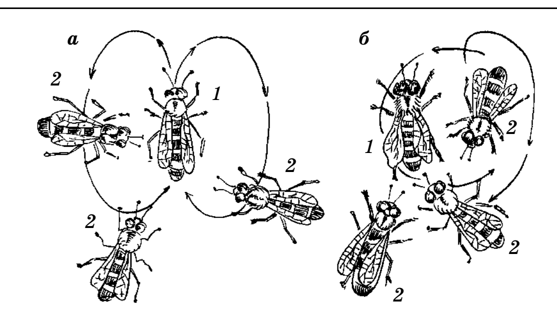


Рис. 111
Пчела-разведчица (а) вытанцовывает «восьмерку», а рабочие пчелы (б) считывают информацию

с разведки пчела занимает определенную позу, совершает движения крыльями, издает определенные звуки и всеми этими действиями привлекает к себе всеобщее внимание (см. рис. 110).

После того, как к разведчице начинают проявлять интерес рабочие пчелы, демонстрацией определенного танца разведчица сообщает координаты источника пищи. Пчела описывает фигуру, напоминающую цифру «8». Линия, соединяющая круги, указывает направление на источник нектара (рис. 111). Причем она может быть прямой и короткой, прямой и длинной, а также длинной и извилистой. Чем короче линия, тем ближе корм.

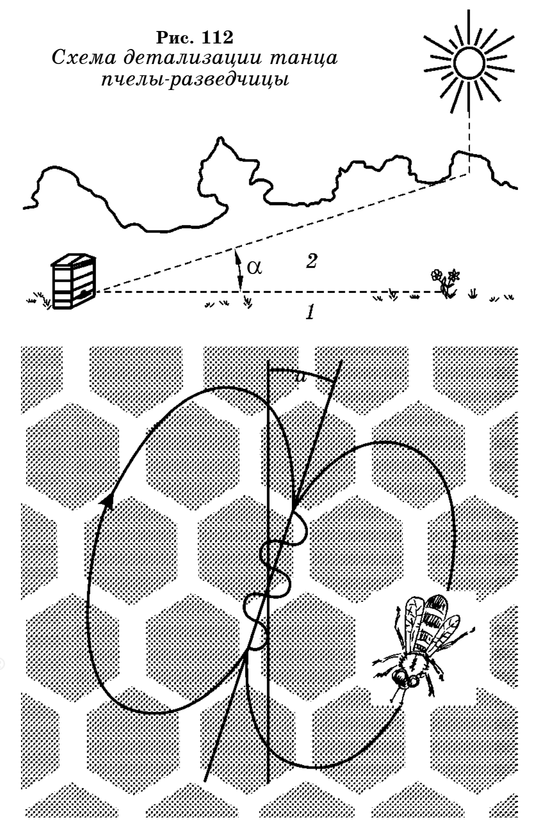
На рис. 111*б* круги от восьмерки наложились друг на друга, что указывает на то, что источник нектара расположен совсем близко от улья. На рис. 111*а* пчела-разведчица указывает не только направление, но и расстояние до источника пищи.

Если детализировать ее танец, то можно обнаружить, что линия между кругами совсем не прямая. Скорее всего, она будет иметь извилистый вид (рис. 112). Количество изгибов в этой кривой может быть различным. Угол α, образуемый линиями *1* и *2* и отмеряемый от направления с улья на солнце, задает направление полета рабочим пчелам. А длина извилистой линии между кругами определяет расстояние до источника нектара. Помимо этого, пчела-разведчица информирует членов семьи и другими средствами. Она интенсивно машет крыльями и производит определенные звуки. Дополнительно разведчица приносит в улей запах нового источника пищи и выделяет феромоны. Разведчица контактирует с другими членами семьи при помощи усиков.

Интересно, что пчелы летают к новым источникам взятка и в ясную, и в пасмурную погоду. Причем при информировании рабочих пчел о новых пищевых ресурсах пчела-разведчица делает поправку на изменение положения солнца в течение дня. Правда, когда солнце становится в зените, пчелы прекращают полеты и ждут до тех пор, пока светило ни сместится хотя бы на 2–3°.

Пчелы выполняют свои танцы в темноте и на вертикальных поверхностях рамок. Остается загадкой, как пчелы в таких условиях принимают сообщение и переносят полученную информацию на конкретную местность. Ясно одно: данная система ком-

Рис. 112
Схема детализации танца пчелы-разведчицы



муникации имеет высокую эффективность. После контакта с пчелой-разведчицей рабочие пчелы довольно быстро и без особых трудностей находят новый источник пищи на расстоянии до 10 км.

В коммуникациях пчел многое остается неясным. Сам К. фон Фриш проводил опыты, результаты которых трудно объяснить и сегодня. Исследователь устанавливал улей с пчелами по одну сторону высокого холма, а приманку (сахарный сироп) размещал с противоположной стороны. Следуя пчелиной логике и танцам пчел-разведчиц, можно было ожидать, что рабочие пчелы будут летать за сиропом по прямой через вершину холма. Однако на практике все оказалось не так, как ожидали ученые. Пчелы неохотно летали к кормушке через вершину холма. Подавляющее большинство сборщиков нектара огибали холм. Как им удавалось внести коррективы в маршрут полета, неясно. Очевидно, что в танце пчелы заложена информация и о характере маршрута (лететь по прямой или лететь по сложной траектории).

В других опытах в холме прокладывали тоннель различной конфигурации (прямой, Г-образный и U-образный). Во всех этих случаях пчелы выбирали короткий путь и пользовались предложенным тоннелем. Однако танец разведчиц при этом был разным. Особенной сложностью он отличался, когда пчелам надо было сообщить о маршруте по U-образному тоннелю.

Язык пчел еще до конца не расшифрован. Но и того, что уже известно, достаточно, чтобы заключить: высокая степень социальности пчел — животных с невысоким уровнем развития ЦНС — стала возможной благодаря развитой системе коммуникации.

Не совсем понятен и механизм выбора пчелами новых источников взятка в случае, когда они имеют другие источники корма. Ведь у всех животных действует правило экономии. Выбор ложится на тот источник, который имеет не только более привлекательное качество корма, но и располагается ближе к дому. Длинный маршрут может свести на нет все преимущества нового источника. Показано, что весной, когда вокруг улья много цветов, соблазнить пчел другим источником взятка, находящимся на большом удалении от дома, может только более высокое содержание сахара в нектаре. Не исключено, что решение о том, какой источник взятка использовать, в значительной мере принадлежит пчеле-разведчице. В арсенале ее аргументов имеется мощное оружие в виде феромонов. Высокая концентрация этих веществ, выделяемых разведчиками, может убедить пчел переключиться на новые кормовые угодья. При помощи танца пчела передает информацию и об источниках прополиса, и о новых удобных местах для обустройства гнезда при роении. Танец пчелы-разведчицы указывает и высоту расположения источника взятка, когда речь идет о таких медоносных растениях, как липа, каштан, клен, или когда пчелы работают на сильно пересеченной местности с большим количеством холмов и долин.

У пчел описаны и ночные танцы, т. е. танцы разведчиков, которые вернулись домой после заката солнца. Установлено, что пчелы обладают особым тонким чувством времени. Полученную от разведчиков ночную информацию они запоминают и без труда применяют с наступлением рассвета в светлое время.

У пчел разных пород и генетических рас обнаружены специфические языковые «диалекты». Так, тропические, более примитивно организованные, пчелы выполняют свой танец не на вертикальной, а на горизонтальной поверхности. Один виляющий элемент танца пчелы немецкой обозначает удаление источника нектара на 75 м, у пчелы итальянской — на 25 м, а у пчелы египетской — всего на 5 м.

Как пчелы распознают друг друга и отличают «своих» от «чужих»?

Установлено, что механизм индивидуального распознавания у этих животных имеет многоканальную основу. Во-первых, уже на подлете к улью чужака узнают пчелы-сторожа, т. е. характер движений, внешний вид и, возможно, звук являются индивидуальными свойствами пчел или свойствами, характерными для всех членов конкретной семьи. Во-вторых, для индивидуального узнавания отдельных особей используется «химический портрет», или одоральная характеристика особи. Р. Шовен — выдающийся популяризатор и исследователь поведения животных — указывает, что не существует двух семей пчел, даже проживающих по соседству, у которых был бы одинаковый состав (следовательно, и запах) меда. Каждая пчелиная семья информируется об источниках взятка своим отрядом разведчиков, ведущих разведку взятка в разных местах. Поэтому рабочие пчелы в каждой семье посещают свой набор медоносных растений. К тому же состав перги и меда являет собой комбинацию из сотен и тысяч составляющих, которые смешиваются в каждой семье в своей пропорции. Таким образом, каждая пчелиная семья получает свою индивидуальную одоральную маркировку.

Тем не менее предложенная схема не в состоянии объяснить, каким образом происходит индивидуальное распознавание особей, если все пчелы имеют один и тот же запах. А пчелы без труда отличают тех своих сотоварищей, которые побывали на новых цветах и принесли в улей новые запахи, отличные от тех, которые сформированы в данной пчелиной семье. Вероятно, химическая маркировка всех членов пчелиной семьи, помимо «помазания» медом, имеет и другую основу. Во всяком случае, опыты Никсон и Риббендс позволяют это утверждать[82]. Исследователи кормили радиоактивным сиропом всего 6 особей пчелиной семьи, насчитывавшей 20 000 особей. Через сутки в организме 70% пчел обнаруживался радиоактивный фосфор, входивший в состав сиропа. Это позволило сделать вывод о том, что в пчелиной семье происходит интенсивная всеобщая взаимная маркировка членов семьи при помощи корма или каких-то других секретов. Причем вероятность последнего предположения очень высока. Оказывается, что каждый сбор, каким бы сложным он ни был, все равно получает дополнительную химическую окраску, характерную только для данной пчелиной семьи.

Таким образом, эффективная система коммуникации пчел имеет сложную структуру, которая предполагает использование поз, движений, звуковых сигналов, химических меток и физических контактов между отдельными пчелами.

Восприятие информации от сородичей обостряется или притупляется в различной обстановке и при различном физиологическом состоянии самих реципиентов и доноров информации.

Информация пчел-разведчиков о новых источниках взятка в голодной семье и семье с запечатанными сотами воспринимается с разным интересом и, следовательно, имеет различные этологические последствия.

Гормональный статус кошки существенно корректирует ее реактивность к различным сигналам из внешней среды и сигналам, которые посылают другие кошки. Лактирующую кошку не интересуют призывные звуки самца. А с другой стороны, кошку в состоянии эструса не заботят звуки, издаваемые голодными котятами. В одном случае психо-эмоциональное состояние животного определяется повышенной концентрацией в организме кошки пролактина и низким уровнем половых гормонов. В другом случае сексуальная реактивность самки есть в значительной мере результат повышенной секреторной активности яичников.

[82] См. об этом: *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972. С. 458.

Один тип доминирующего поведения может подавлять другой. Голодный кот, почувствовав по близости текущую самку, направится на ее поиски и проигнорирует пробегающую у него под носом мышь. Кошка, привыкшая к свободе перемещения, будучи запертой в клетке по соседству с собакой, скорее всего не тронет подсаженную к ней лабораторную крысу. Такого рода поведенческую активность И. П. Павлов назвал переключением.

Коммуникация в целом и восприятие сигналов от других особей у стайных рыб находится под влиянием факторов среды. Пищевая, половая активность у хладнокровных зависит прежде всего от температуры среды. У птиц обмен информацией находится под влиянием продолжительности светового дня. Их половое поведение и связанный с ним информационный обмен активизируются, когда продолжительность светового дня достигает 12 часов.

Приведенные примеры убеждают нас в том, что у животных сложились широкие возможности взаимодействовать друг с другом. При этом они эффективно решают основную этологическую задачу — задачу адаптации индивидуума или группы животных к изменению внешней или внутренней среды. Даже анонимная стая ведет себя весьма эффективно с точки зрения адаптации ее членов к изменившимся условиям. И происходит это не в последнюю очередь благодаря применению специфических способов срочного взаимного информирования всех членов данной группы животных.



ГЛАВА 14

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Межличностные взаимодействия представителей разных полов играют свою специфическую роль в ряду социальных проявлений животных. А именно, взаимоотношения самцов и самок обеспечивают продление рода и стабилизируют численность популяций животных разных видов. Половое размножение обеспечивает генетическую гетерогенность в пределах популяции.

Половое поведение животных строго упорядочено. Половая активность не является постоянной активностью животных и не является хаотичной. Для того, чтобы участвовать в половом размножении, индивидуум должен достичь определенного возраста — возраста половой и физиологической зрелости. В определенном возрасте половая активность индивидуума прекращается, т. е. как незрелые в морфофункциональном отношении животные, так и старые особи в размножении не участвуют. В связи с этим применяется особый термин — «репродуктивный период жизни». Он обозначает возрастные рамки индивидуума, в которых животные могут проявлять результативную половую активность.

Другой особенностью животного мира, определяющей *прерывистость половой активности*, выступает зависимость половой активности животных от гормонального статуса индивидуума и от наличия внешних стимулов, провоцирующих половое поведение. Появление или чувствительность животного к данным факторам имеет цикличный характер.

Однако если животное созрело для размножения и если внутренние и внешние стимулы благоприятствуют этому процессу, то у животного формируется мотивация полового поведения с очень высоким уровнем приоритетности. В этом отношении достаточно вспомнить половое поведение лягушек в весеннее время, когда они демонстрируют половую доминанту, подавляющую все прочие виды поведения, или нерестовые миграции горбуши, приводящие к гибели участников нереста. Половая доминанта формируется под влиянием разных процессов и явлений, включая особое состояние нервной и эндокринной систем, высокую чувствительность к феромонам и внешним стимулам другой модальности.

В отношениях полов просматриваются две стратегии (моногамия и полигамия). Большее распространение получил промискуитетный тип отношений. Промискуитет предполагает неразборчивость животных в выборе полового партнера и частые спаривания одной и той же особи с несколькими представителями противоположного пола. Типичные промискуитетные отношения наблюдаются у большинства видов полевок. Самец полевки готов спариваться с любой самкой, которая находится на соответствующей фазе полово-

го цикла, независимо от ее возраста или генетического родства. Половая доминанта самца столь велика, что в ряде случаев самец вступает и в гомосексуальные отношения с другими самцами, оказавшимися поблизости.

Другая крайность — это высокая избирательность при выборе полового партнера. В этом случае имеются все основания говорить о наличии «любовных» отношений между самкой и самцом. Любовный тип половых отношений демонстрируют рыбы (цихлиды), рептилии (красноспинные саламандры), птицы (врановые, попугаи, гусиные) и млекопитающие (например, волки). Все одомашненные виды животных или изначально являлись животными промискуитетного типа, или стали таковыми в процессе доместификации.

Л. Янг и М. Лим (2003) обнаружили, что, по крайней мере, у грызунов моно- или полигамия определяется нейрохимическими особенностями промежуточного мозга. Согласно результатам их исследований, вентральный паллидум полевок из прерий, ведущих моногамный образ жизни, имеет большое количество рецепторов гормона вазопрессина. Мозг луговых полевок, являющихся крайне выраженными промискуитетными животными, менее чувствителен к вазопрессину из-за отсутствия рецепторов в вентральном паллидуме. Используя технологии трансплантации генов, ученые создали трансгенных луговых полевок с геном вазопрессина от моногамных полевок из прерий. Это привело к тому, что количество рецепторов вазопрессина в мозгу луговых полевок резко возросло. После операции самцы луговых полевок утратили промискуитет и превратились в моногамных животных с сильной привязанностью к одной-единственной самке.

Б. Арагон (2005) сообщает, что у полевок из прерий моногамия устанавливается только после первого полового акта, который сопровождается выбросом большой дозы нейротрансмиттера дофамина. Под влияние дофамина попадает мозговая структура, известная как nucleus accumbens. Активность этого мозгового ядра изменяет эмоционально-мотивационную компоненту поведения животных. Дофамин радикальным образом перестраивает психологию самцов и предопределяет их привязанность к одной-единственной самке и ярко выраженную агрессивность к другим самкам.

В поддержании супружеских связей определенную роль играют и феромоны. Э. Прозер с коллегами (2003) из университета штата Луизиана изучали семейную жизнь красноспинных саламандр. Ученые искусственно на время разделили семейную пару, отсадив самца в группу незнакомых самок. Через некоторое время самца вернули его избраннице. Однако реакция самки на вернувшегося самца была неожиданной. Самка стала принимать угрожающие позы и наносить ему удары телом. Исследователи установили, что феромоны сторонних самок, запах которых исходил от вернувшегося в семью самца, резко изменили отношение самки к своему супругу.

Справедливости ради надо отметить, что моногамные отношения подавляющего большинства животных не столь строги, как у полевок из американских прерий. Скажем, самцы диких и домашних гусей, а также лебедей, хотя и демонстрируют многолетнюю привязанность к одной и той же самке, в период гнездования, когда самка насиживает яйца, вторгаются на территорию соседствующих пар и спариваются с соседками.

Образцом супружеской верности долгое время считали пингвинов. Промискуитетные отношения у этих птиц не описаны в литературе. Однако биологи Ф. Хантер из Кембриджского университета и Л. Девис из университета провинции Онтарио (2005), наблюдая за пингвинами на острове Росс-Айленд, что в 800 милях от Южного полюса, выявили интересные подробности их семейной жизни. Самцы и самки пингвинов по очереди остаются на гнезде в период насиживания яиц. Когда один из супругов согревает отложенное

яйцо, другой уходит в море для кормления. Гнездо пингвины строят из камней, которые отыскивают на острове с большим трудом, т. е. камень для пингвинов в период размножения представляет большую ценность. Ученые установили, что когда самец уходит в море на поиски пищи, самка покидает гнездо и начинает приставать к соседу-самцу на гнезде, расположенному невдалеке. Самка инициирует спаривание с соседом, после чего возвращается к своему гнезду с камнем, который ей дарит сосед в обмен на сексуальную услугу. Этот камень самка использует для укрепления собственного гнезда и, следовательно, семьи.

14.1. РОЛЬ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ В ПОЛОВОМ ПОВЕДЕНИИ

Половой партнер представляет собой часть внешней среды, которую индивидуум воспринимает посредством сенсорных систем. Поэтому сенсорные системы организма играют очень важную роль в формировании полового поведения животных. Самцы и самки воспринимают присутствие потенциального полового партнера также при помощи сенсорных систем.

Органы обоняния. Система химической рецепции (обоняние + вкусовая рецепция + у рыб общее химическое чувство), включающая ольфакторную сенсорную систему (органы обоняния и орган Якобсона), является в эволюционном отношении, вероятно, самой древней системой. Обонятельная рецепция имеет для подавляющего числа видов животных исключительное значение. Запахи лежат в основе распознавания самцов и самок, а также обнаружения самцом самок, готовых к участию в процессе размножения. Запах самки выступает главным стимулом формирования полового возбуждения у самца многих видов животных. Особое значение этих процессов подчеркивается тем, что природа создала специальный класс одорантов (феромонов), которые служат исключительно целям коммуникации самца и самки. Феромоны образуются и выделяются разными органами. Например, у хряка они вырабатываются подчелюстными слюнными железами, а выделяются в составе препуциальной жидкости. У собак и кошек феромоны входят в состав мочи и фекалий. Самцы мышей во время «ухаживания» за самкой выделяют повышенные количества секретов слезных желез. Оказалось, что у мышей слезы самца содержат феромоны, которые специфически влияют на физиологическое состояние самок — стимулируют наступление овуляторной фазы полового цикла и провоцируют их коитальную рецептивность.

Феромоны самцов некоторых видов животных выделяются в таком количестве, что воспринимаются даже органами обоняния человека (половозрелые козлы, нутрии, овцебыки, коты).

Органы зрения и фотопериодизм. Признавая первенство одоральных стимулов в развитии полового поведения, нельзя сбрасывать со счетов и важность визуальных стимулов в развитии половых отношений. Значение зрительных стимулов в идентификации полов подчеркивает факт наличия разнообразных вторичных половых признаков у животных. У многих видов насекомых, птиц и рыб именно вторичные половые признаки, воспринимаемые органами зрения, являются главными ориентирами для половых партнеров. У млекопитающих (например, свиней) хряк определяет готовность самки к спариванию по позе неподвижности, которая появляется у свиней на фоне половой охоты. Готовность хряков и быков вспрыгивать для совершения полового акта на чучело, отдаленно напоминающее самку, также указывает на роль зрения в распознавании самок.

Цикличность половой активности во многом связана с фотопериодом и интенсивностью освещения. Именно эти факторы определяют сезонность полового поведения животных. Влияние фотоперио-

да на половое поведение животных распространяется двумя путями (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). У ряда животных высокая половая активность наблюдается на фоне увеличения продолжительности светового дня. Именно так обстоит дело у птиц наших широт, лошадей в весеннее время, когда продолжительность светового дня быстро нарастает. Эта связь между продолжительностью светового дня и половой активностью нашла практическое применение в птицеводстве. На яичных птицефабриках круглый год поддерживается продолжительность светового дня в пределах 12–14 часов за счет использования искусственного освещения. При таком световом режиме обеспечивается максимальная яйценоскость кур-несушек. Другие виды животных демонстрируют высокую половую активность в то время года, когда продолжительность светового дня и интенсивность освещения минимальны. Это характерно для овец и коз. Мелкий рогатый скот спаривается преимущественно в конце осени — начале зимы.

Совершенно понятно, что ольфакторная система и зрительная система работают параллельно. Но если органы обоняния ответственны за нахождение и распознавание половых партнеров, то зрительная система наряду с участием в индивидуальном распознавании обеспечивает еще и цикличность половой активности.

Органы слуха. Многие виды животных при общении обмениваются звуковыми сигналами. Свиньи, лошади и домашние кошки имеют в своем репертуаре звуки, которые используются животными исключительно для привлечения полового партнера. Так, всем хорошо известны призывные звуки кошек в состоянии половой охоты, которые недвусмысленно информируют о намерениях животного не только представителей своего вида. Они вполне понятны и человеку. Очень чутко реагирует хряк на вокализацию свиноматки в состоянии эструса. Не остается безучастным в ответ на призывное ржание кобылы и жеребец.

14.2. ГОРМОНАЛЬНАЯ И ФЕРОМОНАЛЬНАЯ АКТИВИЗАЦИЯ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Половое поведение находится под контролем эстрогенов у самок и тестостерона у самцов. Кастрация и стерилизация как способ изменения поведения применялись еще древними. Кастрация агрессивных жеребцов с целью их укрощения широко применялась древними греками и римлянами. Каплунирование петухов также было известно древним как средство изменения агрессивного поведения и повышения гастрономических качеств птицы.

Половое поведение включает видоспецифичный репертуар движений, составляющих у самцов программу ухаживания, вспрыгивания на самку (садку) и коитус. У самок половое поведение включает привлечение к себе внимания самца (ухаживание), приставание к самцу и кооперацию в процессе коитуса. Процесс ухаживания (приставания) у некоторых видов сопровождается специфической призывной вокализацией.

У подавляющего большинства позвоночных животных имеет место хромосомный половой детерминизм, т. е. пол будущего организма закладывается в момент оплодотворения и далее в процессе онтогенеза не меняется. Однако из любого правила имеются исключения. У млекопитающих такое исключение составляют овцы. У этих животных в процессе эмбриогенеза можно выделить критический период, когда закладывается пол эмбриона. И этот процесс зависит от некоторых внешних факторов.

У рыб, имеющих, как правило, полихромосомную основу полового детерминизма, половая принадлежность особи остается неясной вплоть до возраста полового созревания. Гены, определяющие первичные и вторичные половые признаки рыб, разбросаны по соматическим хромосомам. Процесс полового детерминирования находится под гормональным контролем, но

запускается внешними факторами[83]. Особую роль в этом процессе у рыб играет температура воды. Этот важнейший для жизни хладнокровных фактор среды обитания определяет состояние эндокринной системы животных. Данная особенность формирования половой принадлежности в процессе раннего онтогенеза используется рыбоводами для получения гомосексуальных популяций. Например, при скармливании молоди тиляпии тестостерона или его синтетических аналогов получают стада, на 100% состоящие из самцов. Скармливание молоди лососевых рыб эстрадиола или его аналогов позволяет сформировать стадо взрослых рыб, на 100% представленных женскими особями.

Нервно-мышечные механизмы полового поведения одинаковы у самцов и самок. При соответствующей стимуляции гетеросексуальные проявления демонстрируют и самцы, и самки. Тип сексуального поведения особи является результатом гормонального воздействия или влияния внешних факторов на организм. У самок домашних коз и овец мужской стереотип сексуального поведения можно экспериментально вызвать путем инъекции мужского полового гормона тестостерона. Под влиянием тестостерона самки демонстрируют компоненты полового поведения самца, включая садку с обнимательным рефлексом и ритмичными движениями таза. У интактных овец проявление мужского или женского стереотипов поведения под влиянием гормональной стимуляции зависит от продолжительности этой стимуляции (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). Так, инъекция как эстрогена, так и тестостерона спустя 24 часа вызывает у самки течку и соответствующее этому состоянию женское поведение. Продолжительное назначение этих гормонов радикально трансформирует сексуальное поведение самки, т. е. стереотипичные эстральные действия самки замещаются на сексуальные стереотипы самца. Более того, такая самка с репертуаром полового поведения самца оказывает сильно выраженное стимулирующее влияние на других самок в состоянии полового покоя.

Половые феромоны оказывают стимулирующее влияние на либидозную активность животных через сошниково-назальный орган (орган Якобсона) и обонятельную систему. *Феромоны — это группа химических веществ сигнального значения, адресованных представителям противоположного пола.* Это название имеет происхождение от греческих слов «pherein» — носить и «hormone» — возбуждаю. Термин впервые был предложен П. Карлсоном и М. Люшером в 1959 г.

Феромоны входят в состав секретов половых органов, кожных желез, слюнных желез, анальных желез, обнаруживаются в составе мочи и кала. Ярким примером влияния половых феромонов на поведение является реакция неподвижности самок домашних свиней в период половой охоты под воздействием стероидного компонента слюны хряка. Феромон выделяется с пенообразной слюной, которую испускает хряк в процессе ухаживания за самкой. Реакцию замирания у свиньи в период эструса можно получить, если обработать животному рыло аэрозольной смесью, содержащей феромон.

Наиболее наглядно роль феромонов в регуляции отношения полов показана на примере мышей. Еще в 1955 г. S. van der Lee, L. M. Boot обнаружили, что под влиянием особых веществ, вырабатываемых половой системой самца, у самок прекращается эструс и развивается ложная беременность на фоне соответствующих изменений в поведении. Это явление получило известность, как *эффект Ли–Бута*. Если самкам мышей в состоянии полового покоя предъявить запах самца или его мочу, то у них синхронно быстро развиваются признаки эструса и половой охоты. Это явление получило название *эффекта Уитмена*, по имени ученого, опи-

[83] *Иванов А. А.* Физиология рыб. М., 2003.

савшего эту реакцию самок мышей в 1950 г. J. G. Vandenberg et al. (1975) установили, что запах зрелого самца у виргильных самок мышей препубертатного периода ускоряет половое созревание (*эффект Вандерберга*). Незрелый в половом отношении самец такого влияния на развитие самки не имеет.

У мышей можно получить и так называемый *эффект Брюса*. Если зачавшую самку в начале беременности покрывает другой (чужой) самец, то у самки беременность прерывается за счет рассасывания эмбриона или выкидыша плода. Причем прерывание беременности происходит не в результате полового акта как такового, а под влиянием феромона самца-чужака.

Высказывается предположение, что эффект Брюса расширяет генетическое разнообразие популяции. Это имеет большое значение для животных, ведущих групповой образ жизни, популяции которых закрыты для животных из других популяций. В данном случае беременность от незнакомого самца выгодна не столько самке, прерывающей беременность от возможно родственного ей самца, сколько популяции, к которой она принадлежит в целом. Это механизм своеобразного «освежения крови» закрытой группы, склонной к вырождению в результате неизбежного близкородственного спаривания животных внутри группы.

Выработка феромонов происходит не только в организме самцов. Самки также усиливают свою половую привлекательность специфическими химическими веществами. Вагинальные феромоны оказывают прямое воздействие на половое поведение самцов. Причем в вагинальных выделениях присутствуют феромоны двух типов. Один воздействует на организм самца через орган Якобсона (нозально-сошниковый орган), другой — через органы обоняния. Нервные пути как в первом, так и во втором случае направляются к миндалине, а затем проецируются на кору височной доли коры больших полушарий. Феромоны выделяются всеми видами млекопитающих, включая человека. В последнем случае источником феромонов выступают выделения половых органов, кожные выделения и даже слюна.

Не менее яркую либидозную реактивность проявляют кошки на предъявление производных валериановой кислоты, которая у кошачьих выполняет функцию феромона и входит в состав мочи.

По данным I. C. Fletcher и D. R. Lindsay (1968), у домашних овец баран подобным же образом через выделение половых феромонов стимулирует половую охоту у овцематок.

Исследования последних лет показали, что большое значение в формировании половой привлекательности индивидуума принадлежит и нервной системе. Это, в первую очередь, относится к этологической составляющей пола. Даже у человека обнаружена дифференцировка нервной системы по половому признаку в процессе эмбриогенеза. По данным Д. Кимура (1992), G. Dorner (1981) и других у человека между четвертым и шестым месяцем внутриутробного развития под влиянием собственной гормональной активности плода происходит специализированное развитие гипоталамуса по мужскому или женскому типу. Ранее R. A. Gorski et al. (1978) описали процесс половой дифференцировки мозга у плодов лабораторной крысы. У крыс выявлен критический период в онтогенезе, предопределяющий дальнейшую дифференцировку мозга по половому признаку. Этот период приходится на первые часы жизни сразу после рождения. По сообщению J. D. Blaustein и D. H. Olster (1989), если крысят-самцов в этот период подвергнуть кастрации и вводить им женские половые гормоны эстрадиол и гестагены, то они превращаются в самок. В других экспериментах за счет введения самкам андрогенов, а позже эстрагенов удавалось проводить их дефеминизацию и маскулинизацию.

Считается доказанным, что процесс половой дифференцировки высших позвоночных животных затрагивает медиальный гипоталамус. Преоптическое ядро этой части головного мозга получает большее развитие у самцов, чем у самок. Это ядро у самцов имеет в 3–5 раз бóльшие размеры, чем у самок. Установлено также, что одной из возможных причин гомосексуального поведения мужчин служит недоразвитие интерстициального ядра гипоталамуса (Е. И. Николаева, 2003).

В экспериментах на лабораторных крысах электрическая стимуляция медиальной преоптической области гипоталамуса самца вызывала мужское половое поведение — попытки совершить половой акт. Хирургическое повреждение этой части мозга купирует стереотипы мужского полового поведения даже в присутствии самки в состоянии половой охоты.

У самок электрическая стимуляция вентромедиального ядра гипоталамуса вызывает активизацию полового поведения. У крыс при этом развивается типичное для самок некоторых видов животных проявление коитальной рецептивности — лондоз. Повреждение вентромедиального ядра гипоталамуса купирует половое поведение женского типа.

Установлено, что влияние половых гормонов на развитие женских или мужских стереотипов поведения опосредовано через гипоталамус. В медиальной преоптической области самцов в пять раз больше рецепторов к тестостерону. Экспериментальное введение андрогенов в эту область мозга активизирует половое поведение самца. Свое влияние на поведение преоптическая область осуществляет посредством аксонов, направляемых в средний мозг через его покрышку (tegmentum), а затем по нисходящим путям эфферентный поток поступает к мотонейронам и половым центрам спинного мозга.

У самок введение эстрадиола и прогестерона в вентромедиальное ядро гипоталамуса провоцирует половую активность по женскому типу. В этой зоне гипоталамуса плотность рецепторов к эстрогенам выше, чем в других участках мозга. Нейроны превентрального ядра отдают аксоны в направлении среднего мозга (околоводопроводное серое вещество) и далее по ретикулоспинальному нисходящему пути к мотонейронам спинного мозга и половому центру люмбосакрального отдела спинного мозга.

Помимо гипоталамуса, этологическое проявление половой принадлежности определяется и другими нервными структурами. Установлено, что у самцов и самок неодинаков размер правого и левого гиппокампа. У мужских особей гиппокамп более развит в правой половине, у самок — в левой половине мозга.

К проявлениям половой активности по женскому или мужскому типу имеет отношение и кора больших полушарий. В частности, лобные доли больших полушарий при их электрической стимуляции провоцирует половую активность. Однако роль коры в формировании полового поведения животных не изучена. Высказывается предположение о влияние коры на половое поведение через ассоциативные зоны. Скажем, лобная зона, являющаяся и высшим центром ольфакторного анализатора, возбуждается под влиянием феромонов и активизирует соответствующие программы поведения. Теменная кора запускает те же программы под влиянием зрительных стимулов — половых образов.

14.3. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПОЛОВУЮ АКТИВНОСТЬ

Сезонность половой активности. В природных условиях половая активность диких животных привязана к строго определенному сезону года. Гон происходит в такое время, которое гарантирует завершение беременности в самый благоприятный для роженицы и новорожденного ме-

сяц. Чаще всего таковым является один из весенних месяцев. Появление на свет детенышей в весеннее время наиболее целесообразно, поскольку весной отсутствуют губительные для новорожденного холода и расширяется за счет пробуждения растительности рацион матери.

Процесс одомашнивания во многих случаях разрушает связь половой активности животных со временем года. Так, у домашних собак не только отсутствует цикличность процесса размножения в связи со временем года, но и меняется продолжительность полового цикла самки. Если предки домашней собаки — волки и шакалы — принадлежат к животным с половым сезоном, то размножение собак не связано со временем года. Более того, суки, в отличие от волчиц и самок шакала, приходят в состояние половой охоты дважды в год в любое время года.

Отсутствует связь половой активности со временем года и у других домашних животных — крупного рогатого скота, свиней, кошек — при постоянном содержании в теплых и освещаемых помещениях.

У домашних овец сохранилась привязанность эстрального цикла ко времени года. У овец цикличность половой активности диктуется первоочередностью потребностей ягнят. Половой сезон овец приходится на конец осени — начало зимы. При продолжительности беременности в 150 дней массовые окоты ожидают в марте–апреле.

У некоторых видов домашних животных, например у коз и лошадей, значительная часть поголовья активизирует половую жизнь в определенное время года. Однако часть представителей этих видов демонстрируют половую активность и в другие сезоны. И все же стереотипы полового поведения в этих случаях ярче проявляются у тех особей, активность которых привязана к половому сезону. Так, у кобыл продолжительность и клинические признаки эструса ярче проявляются в летнее время. У коз течка может возникнуть в летние месяцы, но эстральные клинические проявления и стереотипы полового поведения ярче выражены у самок в конце осени.

В целом следует подчеркнуть, что libido sexualis у животных в период полового сезона имеет более высокий уровень доминирования над всеми прочими видами активности.

Влияние температуры. Температурный фактор остается значимым с точки зрения влияния на процесс размножения, даже когда животных содержат в помещениях с постоянной температурой на протяжении всего года. Скотоводам известно, что количество коров, приходящих в состояние половой охоты, заметно уменьшается при резком похолодании на улице. В условиях центральной Европы на 46 000 коров установлена корреляция между количеством приходящих в охоту коров, результативностью искусственного осеменения и климатическим похолоданием. В хорошую погоду зафиксировано больше случаев эструса, чем в плохую холодную погоду.

В географических зонах со стабильными круглогодичными температурами домашние козы демонстрируют повышенную половую активность в сезон дождей. В западной Африке такую привязанность половой активности к сезону дождей имеют аборигенные породы крупного рогатого скота и овец (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). Именно в сезон дождей среднесуточная температура воздуха несколько снижается, поскольку небо закрывается плотными облаками, и животные не испытывают на себе прямого влияния солнечной радиации.

С другой стороны, температурные колебания влияют и на половую активность самцов. У быков и хряков в жару отмечают снижение полового влечения по отношению к самкам в эструсе. Температура окружающей среды свыше 40°С заметно снижает либидо быков. Однако при охлаждении самцов вентилятором или путем смачивания их тела водой (душ) либидо восстанавливается. Для хряков в сильную

жару характерно понижение половой активности вплоть до полного отсутствия всякого интереса к свиноматкам в состоянии половой охоты. Активность самцов повышается в случае, когда их тело охлаждают водой.

Такое же торможение половой активности наблюдают у быков-производителей в жаркие летние дни в странах южной Европы. Физическая активность животных в таких условиях еще больше усугубляет ситуацию. Дискомфорт, вызываемый гипертермией, определенно тормозит половое поведение животных, о чем свидетельствуют и наблюдения за половым поведением диких животных, обитающих в жарком климате. В полуденную жару приоритетность половой доминанты понижается потребностями организма в температурном гомеостатировании. Для охлаждения животные уходят в тень, залезают в норы или заходят в водоемы, где и остаются до тех пор, пока жара не спадет. Половая активность животных восстанавливается в сумерках, когда температура воздуха понижается на несколько градусов.

Внутренний ритм. Половую цикличность самок и изменчивость половой активности самцов не следует рассматривать как прямую реакцию на изменение факторов среды. Внешние факторы лишь создают благоприятные (или неблагоприятные) условия для работы внутренних механизмов ритмичности физиологических процессов, обслуживающих размножение. Это справедливо прежде всего в отношении сезонной цикличности половой активности. Неблагоприятные факторы среды сдерживают физиологические механизмы или внутренние биологические часы. В благоприятных условиях среды эти механизмы работают постоянно без торможения со стороны внешних факторов. Поэтому самки домашних собак при совместном проживании с человеком в теплом помещении приходят в состояние половой охоты дважды в год, коровы — ежемесячно, а куры-несушки откладывают яйцо практически ежедневно на протяжении всего календарного года. В дикой природе половая активность всех этих животных имеет другой уровень напряжения.

В том, что факторы внешней среды сдерживают внутренние ритмы активности, убеждают следующие опыты. Домашние овцы, как уже было сказано, в большинстве своем имеют половой сезон. Причем их половая циклическая активность выступает как компромисс между внутренними ритмами и тормозным влиянием среды. Интересно, что у овец и коз внутренние ритмы имеют приоритетное положение по отношению к факторам среды. При транспортировке овец и коз из Европы в пояс экватора, где отсутствуют сезонные колебания температуры, животные сохраняют свойственную им половую цикличность в течение года. Среди овец, отправленных из Англии в Южную Африку, некоторая их часть сразу же принимает цикличность, свойственную животным южного полушария. Однако многие самки в южном полушарии проявляют цикличность, свойственную животным северного полушария. Но все же через 2 года жизни в южном полушарии все прибывшие сюда из Англии овцематки приходят в состояние половой охоты в осенние (по местному календарю) месяцы года с коротким световым днем и продолжительными ночами.

Циркадная ритмика половой активности. Не все, но многие виды животных демонстрируют колебания половой активности на протяжении 24-часового периода. Так, у овец фиксируют большее количество садок в сумерках, особенно на рассвете. У овец уэльской горной породы 75% всех течек начинается в ночное предутреннее время и самое большое количество садок баранов приходится на раннее утро (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). К середине дня интенсивность половых контактов снижается, но повышается к вечеру. Такая цикличность полового поведения овец особенно ярко выражена в начале полового сезона. По мере

его развития частота половых контактов между самцами и самками на протяжении суток выравнивается.

Существуют доказательства ведущей роли самки в создании суточного ритма половой активности. Наблюдения за баранами показали, что они в присутствии текущих самок одинаково активны на протяжении всего 24-часового периода. Самцы постоянно обходят самок в овчарне и предпринимают попытки спаривания каждые 20–40 минут. Отсутствие циркадной ритмики в libido баранов подтверждается и наблюдениями за их активностью при ручной случке. Самцы одинаково активно на протяжении всего дня покрывают самку с признаками эструса, когда последнюю фиксируют в станке.

Циркадная ритмика половой активности замечена не только у овец. У коров и телок местной красной породы в Пакистане 60% течек начинаются ночью. Брахманский скот и разные породы индийского скота (Bos indicus) более активны в половом отношении в ночное время. Животные, принадлежащие к болотной популяции азиатского буффало спариваются преимущественно ночью. Однако речная популяция того же Bos bubalis bubalis практикует спаривание в дневное время.

Суточную цикличность спариваний наблюдают и у домашней птицы. Например, у кур и японского перепела частота спариваний самца с самками наиболее высока в утренние часы. Половая активность птицы затухает после 17 часов.

В целом у животных можно констатировать наличие *полового сезона длинного и короткого дня*. Среди домашних животных пример полового сезона длинного дня представляют лошади, ослы, куры. Половой сезон короткого дня характерен для овец и коз. Половой сезон домашней лошади приходится на конец весны — начало лета. Интересно, что у лошади Пржевальского, ближайшего исторического родственника домашней лошади, половой сезон отодвинут на 1,5–2,0 месяца по сравнению с домашними лошадьми. Кобылы одомашненной лошади, в отличие от кобыл лошади Пржевальского, не демонстрируют жесткой привязки своей половой активности к половому сезону. Течка у них встречается и в середине зимы.

В низких широтах, где продолжительность светового дня остается постоянной на протяжении всего календарного года, сезонная цикличность полового поведения теряет биологический смысл. Половую активность большинство животных проявляют равномерно на протяжении всего календарного года. В тропическом поясе, к примеру, овцы не являются животными со строгим половым сезоном.

Среди животных с половым сезоном в условиях умеренного климата просматривается закономерная активизация полового поведения с привязкой к определенному времени года. Половой сезон короткого дня выявляется у животных с непродолжительной беременностью (5–7 месяцев). Половой сезон длинного дня характерен для видов с продолжительной беременностью (9–11 месяцев).

Опыты на овцах показали, что именно *сокращение продолжительности светового дня является фактором активизации функции размножения у мелких жвачных*. Ученым удавалось вызвать эструс и половую охоту у овцематок за счет искусственного постепенного сокращения светового дня. В сочетании с контролируемым кормлением и понижением температуры в помещении на активизацию эстрального цикла у овец уходит от 13 до 16 недель.

Внесезонную активизацию полового поведения путем сокращения светового дня и увеличения продолжительности темного периода успешно получали и в опытах на козах. За счет искусственного увеличения продолжительности светового дня добиваются торможения половой функции коз. Исследователи обнаружили межпородные различия в чувствительности коз к величине светового периода. В тропическом поясе круглогодично имеет место постоянство

светлого и темного периодов в течение суток. И это отношение составляет примерно 1:1. Тем не менее и здесь у некоторых коз проявляется сезонность в половой цикличности. Фактором, сдерживающим общую активность животных, в условиях тропиков выступает дождливая погода, которая может длиться от нескольких недель до нескольких месяцев.

Световой фактор является универсальным инструментом регуляции размножения. Поэтому он с успехом применяется для искусственного воздействия на организм животного с той или иной целью. Исследования показали, что с точки зрения влияния на половую функцию определяющую роль играет продолжительность светового периода, но не интенсивность светового потока.

На овцах изучали влияние темноты на организм и половое поведение животных. Оказалось, что у овец световой режим с 16–17-часовым периодом темноты приводит к активизации эстрального цикла спустя 38–50 дней после начала опыта. Причем влияние светового режима проявляется не только в виде половой охоты у самок. У самцов также констатируют активизацию сперматогенеза и повышение половой потенции при увеличении продолжительности периода темноты.

Влияние искусственно задаваемого ритма освещения на половую функцию установлено и для лошадей. Кобылы шетландской породы известны тем, что у них ограниченный по времени половой сезон. Однако ритмы полового поведения этих животных удалось поломать при помощи продолжительного искусственного освещения большой мощности. Установлено, что на северных островах Японии в ноябре дополнительные пять часов искусственного света после захода солнца приводят к повышению половой активности жеребцов.

Световой фактор используется в яичном промышленном птицеводстве для стимуляции полового цикла и овогенеза курнесушек. Путем многочисленных экспериментов было установлено, что продолжительность светового дня в 12–14 часов оказывает максимальный эффект в отношении стимуляции овогенеза. Именно такой режим освещения на птицефабриках позволяет получать от одной курицы-несушки без контакта с петухом за календарный год свыше 365 неоплодотворенных яиц.

14.4. УХАЖИВАНИЕ

Под ухаживанием понимают *персонализацию и формирование доверительных отношений между самцом и самкой* незадолго до возникновения у самки коитальной рецептивности на фоне эструса. Ухаживание включает специфические поведенческие реакции самца и самки, адресованные представителям противоположного пола. Но, как правило, в процессе ухаживания самец ведет себя более активно по сравнению с самкой. Ухаживание с точки зрения психологии провоцируется эмоцией предвкушения удовлетворения сексуальной потребности, т. е. поведение ухаживания возникает на базе половой доминанты, которая имеет высокий уровень приоритетности.

Поведенческие стереотипы, предшествующие процедуре совокупления, имеют видовую специфичность. Сюда входят такие действия, как обнюхивание самцом промежности самки, толчки мордой, реакция Флешмана, высовывание языка, легкие удары передней конечностью, специфическая вокализация самца и самки. У жвачных животных распространен стереотип игрового бодания самцов с самками. Для всех видов в процессе ухаживания распространены попытки самца вскочить на самку с целью коитуса.

На фоне видовой специфики поведения ухаживания у всех видов в процессе ухаживания самцов выделяются три универсальных поведенческих стереотипа: поиски самцом самки в состоянии течки, обнюхивание промежности самки и бодание (толкание) самки в заднюю часть тела.

Поиски самцом самки в состоянии течки сопровождаются настойчивыми *преследованиями самки* (рис. 113).

Эта реакция самца на самку начинает проявляться задолго до того, как самка становится готовой к половому акту. Причем чем моложе и неопытнее самец, тем раньше проявляется у него этот элемент ухаживания. Опытные самцы на эту процедуру затрачивают меньше времени, а начинают преследование текущей самки незадолго до развития у нее коитальной рецептивности.

Обнюхивание промежности самки (рис. 114) имеет своей целью выяснение уровня готовности самки к половому акту.

Этот стереотип поведения наблюдается у большинства видов животных, включая не только копытных, но и псовых, и кошачьих, и грызунов. Причем обследование самцом самки не только стереотипично, но и видотипично. Так, у песчанок самец вначале обнюхивает нос самки, затем брюхо и в конце — область промежности (рис. 115).

У псовых ритуал знакомства самца с самкой начинается с обнюхивания промежности, а заканчивается обнюхиванием морды. В такой же последовательности действует и жеребец: после обнюхивания репицы хвоста кобылы он переходит к обнюхиванию морды, затем и области паха (рис. 116).

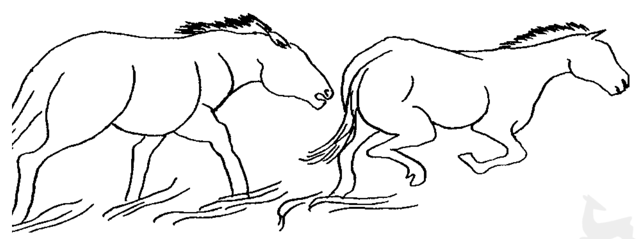


Рис. 113
Преследование кобылы жеребцом

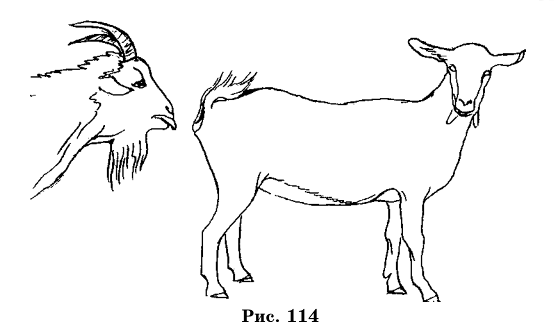


Рис. 114
Обязательный элемент ухаживания — обнюхивание

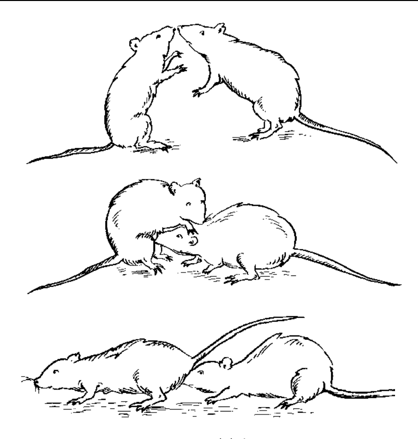


Рис. 115
Порядок обнюхивания самцом самки у песчанок (по В. С. Громову, 2000)

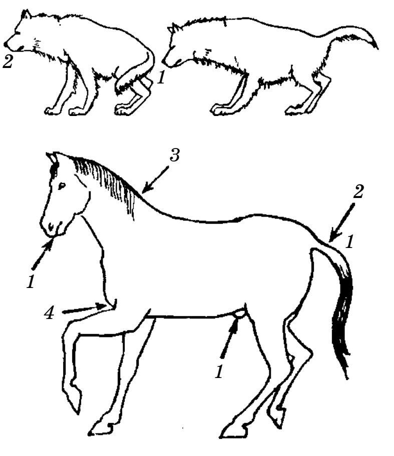


Рис. 116
Порядок обнюхивания (знакомства) самца с самкой у собак и лошадей

В отдельных случаях, как, например, у крупного рогатого скота, обнюхивание самцом промежности самки сопровождается дополнительно вылизыванием самцом промежности и наружных половых органов самки.

С приближением овуляторной стадии полового цикла одоральная стимуляция самца вагинальными выделениями самки нарастает. У таких видов, как лошади, ослы, зубры, бизоны,

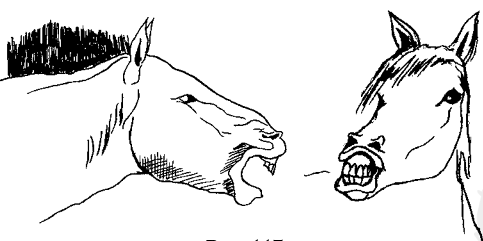


Рис. 117
Специфическая реакция жеребца после обнюхивания промежности кобылы (реакция Флешмана)

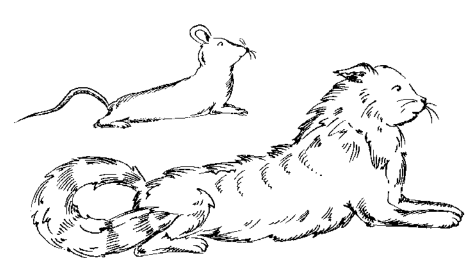


Рис. 118
Реакция неподвижности (лондоз) у самок разных видов, готовых к спариванию (сверху песчанка, снизу кошка)

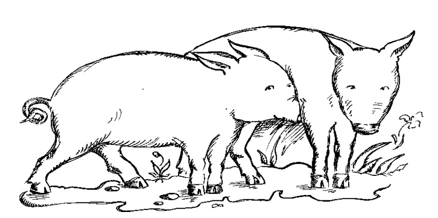


Рис. 119
Процедура ухаживания у свиней

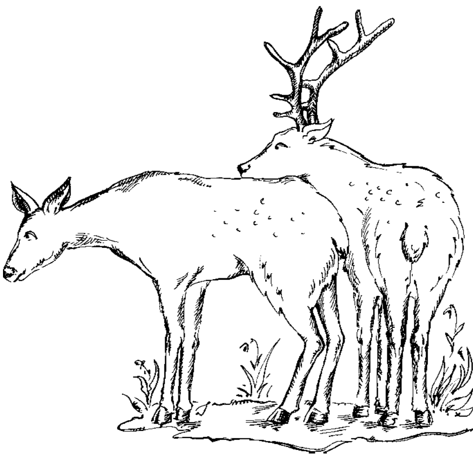


Рис. 120
Стереотипичные действия самца жвачных при выявлении половой охоты у самки (на примере оленей)

буйволы, домашние кошки и крупный рогатый скот, феромоны самки оказывают специфическое действие на самца в части его реактивности. Феромоны самки вызывают у самцов этих видов реакцию Флешмана (рис. 117).

В этой реакции одоральная рецепция феромонов осуществляется за счет активизации функции назально-сошникового органа, или органа Якобсона.

Бодание или *толкание* самцом самки также является заметным и облигатным стереотипом у большинства видов. Биологический смысл этих действий может заключаться в том, что половые партнеры при бодании (толкании) устанавливают близкий межличностный контакт. Самки при этом избавляются от страха перед самцом. Именно после этой процедуры физического контакта с самцом самка становится рецептивной с точки зрения возможности коитуса. У большинства видов домашних животных после этой стадии развития отношений у самки проявляется рефлекс неподвижности, который наиболее заметен у свиней и важенок. У кошачьих и у многих грызунов рефлекс неподвижности имеет специфическое позирование, которое получило название «лондоз» (рис. 118).

Поза (рефлекс) неподвижности самки стимулирует половое возбуждение у самца и обеспечивает ему физическую возможность коитуса. Бараны толкают самку грудью и передними конечностями. Бодание жвачных (быки, бараны, козлы) выступает видоспецифичным проявлением толкания с аналогичными последствиями. Хряки совершают действия, выглядящие как «копание» под самку (рис. 119).

У жвачных животных выявляется еще один специфический стереотип ухаживания на этой стадии. Самец кладет голову на круп или спину самки и таким способом определяет ее рецептивность (рис. 120).

Для полноценного развития процесса ухаживания животным необходимо определенное пространство, что важно принимать во внимание при стойловом содержа-

нии домашних животных и содержании в неволе диких животных. Иногда проблема пространства приобретает особую остроту для зоопарков, как в случае с крупными животными, например со слонами.

До спаривания половым партнерам необходимо установить тесный межличностный контакт. Пространство должно быть таким, чтобы создать условия для свободных перемещений животных, включая преследования самки самцом и реализацию всех рефлексов комплекса ухаживания.

14.5. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМОК

Результативность полового поведения двух партнеров зависит от их обоюдной мотивированности и активности. В состоянии самки выделяются три очень важных свойства: привлекательность, процептивность и коитальная рецептивность (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997).

Привлекательность — это мера, характеризующая состояние самки с точки зрения привлечения внимания самца.

Процептивность отражает степень приглашения самкой самца к взаимным действиям и, помимо этого, у некоторых видов животных включает поведение «выпрашивания».

Рецептивность — это готовность самки принять ухаживания самца и его попытки спаривания. Коитальная рецептивность предполагает готовность самки к садке самца и введению самцом полового члена в половые пути самки (коитус).

Существуют вариации уровня привлекательности, процептивности и рецептивности самок. Кинологам знакомы случаи, когда разные суки в состоянии эструса собирают вокруг себя разное количество самцов, т. е. имеют разный уровень половой привлекательности. Причем сука с высоким уровнем привлекательности, как правило, не относится к племенным животным. Самок с высокой привлекательностью больше среди безнадзорных собак. Породистые суки в силу неясных пока причин менее привлекательны для кобелей. По крайней мере, породистые суки в исключительных случаях собирают около себя во время течки многочисленные эскорты кобелей.

В отаре овец разные самки на протяжении течки имеют разное количество спариваний — одни больше, другие меньше. Исследования показали, что при ограниченном количестве самцов в отаре более опытные самки имеют большее количество спариваний с баранами по сравнению с неопытными ярками.

Естественное спаривание у крупного рогатого скота укорачивает продолжительность эструса коров. При этом период рецептивности сокращается до 8 часов. Стимулирование коров с признаками половой охоты при помощи быка-пробника также укорачивает у них период рецептивности. Все это доказывает, что эстральная фаза полового цикла самок является следствием не только эндогенных процессов. По крайней мере частично она является следствием влияния и факторов внешней среды, включая биостимуляцию. У таких видов животных, как кролики и кошки, овуляция произвольна — она происходит только в процессе полового акта.

В эстральную фазу полового цикла самка ищет самца, принимает его ухаживания и проявляет коитальную рецептивность. Поведенческие проявления самки на фоне эструса синхронизируются различными биохимическими и физиологическими изменениями всей половой системы, необходимыми для результативного спаривания и процесса оплодотворения.

ЭСТРУС

Внешние признаки эстральной фазы полового цикла сходны у всех видов животных. Но проявления эструса в пределах одного вида имеют индивидуальные особенности и зависят от времени года и даже циркадных ритмов (см. табл. 18).

Таблица 18

Особенности эструса у самок разных видов домашних животных

Животное	Поведенческие стереотипы на фоне течки
Кобыла	Часто принимает позу и пытается мочиться. Хвост ритмично поднимается. Частое выделение малых количеств мочи. Частые ритмичные сокращения мускулатуры половых губ и влагалища, демонстрация клитора. Безудержное влечение к другим лошадям, призывное ржание. К жеребцу поворачивается задом и принимает неподвижную позу
Корова	Избыточная подвижность, беспокойство. Поднимает и отводит в сторону хвост. Периодически изгибает спину и принимает аркообразную позу. Вспрыгивает на других коров или позволяет им вспрыгивать на себя. Вульва постоянно обнюхивается другими животными
Свинья	В преддверии эструса проявляет повышенное беспокойство, особенно заметное в ночное время. У многих отмечается настораживание ушных раковин. Самка принимает позу неподвижности при надавливании на спину. На самку с признаками течки вспрыгивают другие свиньи. Специфическое призывное похрюкивание
Овца	В самом начале течки проявляет беспокойство, повышенную подвижность, «приставание» к самцу. В разгар течки самка активно идет на сближение с бараном. Может уйти из стада. Может остаться с бараном и не следовать за передвижениями стада
Коза	Беспокойна в преддверии течки. Отказ от корма. Активно сближается с самцом. В период течки продолжительно блеет и интенсивно с высокой частотой помахивает хвостом
Кошка	Проявляет высокий уровень беспокойства, навязчива по отношению к хозяевам. Трется мордой, ушами и задом о выступающие предметы, ноги хозяина. Катается по полу. Периодически демонстрирует специфическую неприятную вокализацию. Демонстрирует коитальную рецептивность, занимая специальную позу — ложится на брюхо, слегка приподнимая зад и отводя хвост в сторону. Часто вылизывает промежность и гениталии
Собака	Беспокойна. В изоляции скулит. В помещении проявляется температурная одышка. Зачастую отказывается от корма. На прогулках демонстрирует повышенный интерес к другим собакам и стремится вступить с ними в контакт. Часто мочится и вылизывает промежность и гениталии. При первом контакте с самцом может демонстрировать позу «заигрывания» — припадать на передние лапы, опускать голову и тявкать. При ухаживании кобеля отводит хвост в сторону

Термином *эструс* по большей части обозначают изменения наружных половых органов, слизисто-кровяные выделения из половой щели и специфические поведенческие реакции самки. Специалисты-практики зачастую термин «эструс» подменяют термином «течка».

Однако на фоне специфических внешних морфологических и поведенческих изменений у самок в этот период происходят и радикальные внутренние изменения. Открывается шейка матки. Эндометрий подвергается изменениям, обеспечивающим благоприятные условия для приема и продвижения спермы, оплодотворения и имплантации зародыша. Кроме того, обильное слизеобразование в матке и выделение слизи из влагалища создают благоприятные условия для фрикций при половом акте. Поэтому термин «течка» не следует понимать буквально, имея в виду лишь специфические выделения из половых путей самки. Даже когда специалист использует термин «течка», он принимает во внимание не только внешнее изменение половых губ (отечность, подвижность) самки и выделения слизи из половой щели. Предполагается, что у самки при этом происходят изменения яичников (завершение созревания фолликулов, овуляция и лютеинизация овулировавшего фолликула) и изменения поведения либидозного характера.

Физиологические изменения организма самки при развитии стадии эструса по-

лового цикла происходят параллельно с *изменениями психики животного*. Иногда эти два явления расходятся во времени. Такая проблема довольно распространена у коров, свиней и кобыл. В этой связи бытуют такие понятия, как «асинхронная течка», «тихая охота», «тихая овуляция». Во всех этих случаях овуляторная фаза полового цикла не имеет классического клинического сопровождения — изменений внешних половых органов, выделений из половых путей самки, изменений в поведении.

У крупных животных — коров и кобыл — тихую овуляцию выявляют методом ректальных исследований. Несмотря на отсутствие libido sexualis у самок с тихой овуляцией можно вызвать беременность, например за счет искусственного осеменения, что и делается в коневодстве, свиноводстве и молочном скотоводстве.

Другими отклонениями половой цикличности являются такие состояния, как анэструс, т. е. отсутствие цикличности в проявлении эструса и эструс у беременных самок. Анэструс как норма присутствует у животных с половым сезоном. За рамками полового сезона у диких животных, а также у некоторых домашних животных (овец, коз) эстральная цикличность прекращается. У домашних животных «правило» полового сезона довольно часто нарушается, и эструс у самок мелкого рогатого скота, лошадей, кошек и собак проявляется вне ожидаемого сезона размножения. Более того, среди самок домашних животных *около 2% беременных особей* демонстрируют признаки эструса (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997).

Начало эстральной фазы полового цикла самок чаще всего приходится на ночное время суток. Это утверждение справедливо прежде всего для условий жаркого тропического пояса. В низких широтах большинство коров, овец и коз начинают «течь» ночью. В высоких и средних широтах у самок домашних животных начало течки приходится как на светлое, так и на темное время суток. Однако у овец даже в умеренном климате начало эструса чаще приходится на ночь.

Вокализация при эструсе. Самки практически всех видов продуктивных домашних животных при течке проявляют специфическую вокализацию, что служит привлечению самца. Коровы при этом мычат, козы и овцы (реже) блеют. Свинья в состоянии половой охоты похрюкивает и повизгивает. Причем у свиней вокализация самки имеет даже большее значение для привлечения самца, чем феромоны. Вокализация свиньи при эструсе является гарантированным индикатором коитальной рецептивности самки. Одоральные стимулы свиньи такой гарантии хряку не дают.

Не меньшей половой привлекательностью обладает и самка домашней кошки с ее резкими и неприятными для слуха человека вокализациями при эструсе. По этому признаку самцы безошибочно выявляют текущих кошек.

Продолжительность эструса. У разных видов животных продолжительность эструса неодинакова (см. табл. 19). Часто даже у самок одного вида наблюдается широкий диапазон колебаний продолжительности этой стадии полового цикла.

У *кобыл* вне зависимости от географической широты продолжительность течки колеблется от двух до десяти дней при средне статистическом значении около 6 суток. Подмечено, что «короткая» течка свойственна кобылам с выраженным половым сезоном и при табунном содержании лошадей.

У *крупного рогатого скота* (телки, коровы) в среднем продолжительность течки составляет 18–24 часа. Интересно, что эструс весной у коров короче — с продолжительностью до 15 часов. В осеннее время течка более продолжительна — до 20–24 часов. Кроме того, на продолжительность эструса влияет наличие (или отсутствие) в окружении самца и контакт самки с ним.

Таблица 19

Временные характеристики полового цикла самок домашних животных (по A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997, с изменениями и дополнениями)

Показатели	Средние значения	Предел колебаний	Примечания
Кобыла			
Возраст первой течки	18 месяцев	10–24 месяца	Возможны породные вариации
Продолжительность полового цикла	21 день	19–26 дней	Продолжительность полового цикла зависит от продолжительности эстральной фазы (течки). При 5-дневной течке цикл составляет 21 день, при продолжительности течки в 10 дней половой цикл занимает 26 дней
Продолжительность эстральной фазы (течки)	6 дней	2–10 дней	Продолжительность времени половой охоты в начале полового сезона длиннее (10 дней). По мере развития полового сезона продолжительность половой охоты сокращается
Первая течка после родов	4–9 дней	4–13 дней	Чаще всего первая после родов течка начинается на 9-й день
Репродуктивный период	18 лет	16–22 года	Имеются породные различия
Половой цикл и время года	—	—	Животные с преимущественно половым сезоном. В дикой природе половой сезон приходится на весенне-летний период. В жарком климате сезонность менее выражена. В заполярье половой сезон резко очерчен, как, например, у некоторых пород пони
Овца			
Возраст первой течки	9 месяцев	7–12 месяцев	В хороших условиях содержания первая течка приходится на первую осень
Продолжительность полового цикла	16,5 дней	14–20 дней	Длинные паузы (метаэструс), обычно маскируются скрытой овуляцией (тихой охотой)
Продолжительность эстральной фазы	26 часов	24–48 часов	—
Первая течка после родов	Весна или осень	—	Некоторые овцематки проявляют признаки эструса во время лактации
Тип полового цикла	Сезонная полицикличность	—	7–13 охот за сезон в зависимости от породы. «Тихая охота» обычно имеет место в самом начале полового сезона
Продолжительность репродуктивного периода	6 лет	5–8 лет	Укороченный период репродукции у овец горных пород
Половой сезон	Совпадает по времени с самыми короткими днями года	—	Продолжительность зависит от породной принадлежности. Северные породы имеют более короткий половой сезон. Южные породы (суффольк, мериносы) могут иметь эструс дважды в год
Коза			
Возраст первой течки	5 месяцев	4–8 месяцев	Молодняк, рожденный весной, достигает возраста полового созревания к осени того же года
Продолжительность полового цикла	19 дней	18–21 день	Характерны короткие (4 дня) фазы покоя (фазы метаэструса) между овуляциями

Показатели	Средние значения	Предел колебаний	Примечания
Продолжительность течки	34 часа	1–3 дня	Редко, но встречаются течки с продолжительностью менее 24 часов
Первая течка после родов	Осень	—	Породы южных регионов способны к воспроизводству во время лактации
Тип полового цикла	Сезонная полицикличность	—	Возможны 8–10 эстральных циклов за 1 половой сезон
Продолжительность репродуктивного периода	7 лет	6–10 лет	В жарком климате период репродукции укорачивается
Половой сезон	Начинается с момента осеннего равноденствия	—	С сентября по январь в северном полушарии. В жарком климате половой сезон более растянут
Домашняя собака			
Возраст полового созревания	9 месяцев	6–12 месяцев	Имеют место породные особенности
Продолжительность полового цикла	6 месяцев	4–12 месяцев	Самки большинства пород домашней собаки «текут» дважды в год. Отдельные особи имеют внешние проявления эстральной фазы полового цикла один раз в год
Продолжительность течки	10 дней	7–21 день	Отдельные особи, имея внешние признаки эструса (выделения из половой щели, сексуальная привлекательность) до 3 недель имеют короткую фазу коитальной рецептивности в 3–5 дней

Эстральная фаза полового цикла укорачивается у коров при неограниченной вольной случке в стаде. У телок коитус с вазэктомированным быком-пробником стимулирует процесс овуляции. В этом случае овуляция наступает раньше, чем овуляция у телок в состоянии половой охоты в отсутствие быка.

В целом период коитальной рецептивности у коров сокращается при естественной случке.

Продолжительность половой охоты у *овец* находится под влиянием тех же факторов, что и у коров. У южных пород овец не установлено сезонных влияний на продолжительность половой охоты. Однако генетические особенности животных могут повлиять на половое поведение овец. Считается, что продолжительность течки у мериносов короче, чем у остальных пород овец.

В овцеводстве продолжительность эстральной фазы полового цикла оценивают по коитальной рецептивности самок. Однако достоверность информации о половом цикле овец, полученная таким способом, вызывает некоторые сомнения. Во-первых, интенсивность садок барана снижается уже через несколько успешных совокуплений с самкой. Во-вторых, овцематки и ярки в состоянии половой охоты обладают различной половой привлекательностью для самца. При ручной случке замена самки восстанавливает либидозную активность самца. С другой стороны, замена самца также увеличивает количество спариваний в расчете на одну самку. Таким образом, традиционные (литературные) представления о продолжительности половой охоты у овец, скорее всего, неточны и занижены. По крайней мере, специальные исследования, выполненные на овцах породы

сафолк и шевьёт, говорят о том, что у овец продолжительность половой охоты составляет не 26 часов, а гораздо больше. Основанием для такого суждения служат результаты исследований, в которых использовали несколько производителей. При замене утомленного производителя на более молодого и либидозно мотивированного самца коитальная рецептивность овцематок указанных пород увеличивается до 3 суток. Складывается впечатление, что при многократных спариваниях одних и тех же половых партнеров у них вырабатывается габитуация друг на друга, что снижает у самца либидо, а у самки коитальную рецептивность. Внесение разнообразия (замена полового партнера) восстанавливает половую активность как самца, так и самки.

Продолжительность половой охоты у *домашних коз* зачастую больше, чем у овец. Возможно, что эта разница возникает как результат более точных измерений продолжительности охоты у козы. Признаки половой охоты у домашней козы более резко выражены по сравнению с овцой. В среднем (по сообщениям разных авторов) продолжительность эструса у домашних коз разных пород в разных климатических зонах составляет 36 часов с вариациями от 1 до 3 дней.

В целом, несмотря на кажущуюся физиологическую близость овец и коз, половое поведение самок этих животных (как и поведение в целом) имеет существенные различия. Козы раньше овец достигают половой зрелости. У них более продолжительный половой цикл. У коз в состоянии эструса всегда имеет место выраженное вокальное сопровождение. Коза в состоянии половой охоты активна в поисках самца.

У *домашней собаки* эстральная фаза полового цикла занимает в среднем 10–14 дней. Однако при этом половая привлекательность суки распространяется на более длительный период — до трех недель. В свою очередь, коитальная рецептивность самки продолжается около одной недели.

ПОСЛЕРОДОВАЯ АКТИВИЗАЦИЯ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

В процессе беременности половая система самки подвергается глубоким морфологическим изменениям. На восстановление половой системы после завершения родового процесса уходит определенное время, у большинства видов измеряемое неделями. Поэтому и половая активность самок возобновляется спустя некоторое время после родов. Исключение здесь составляют кобыла и ослица.

У кобыл половая охота возникает через 7–10 дней после родов. По данным A. F. Fraser и D. M. Broom (1997), от 65 до 69% кобыл вступают в состояние эструса не позднее двенадцатого дня после родов. Эта охота имеет укороченную по времени продолжительность и характеризуется низкой оплодотворяемостью самки.

E. Benjaminsen и K. Karlberg сообщают о том, что у свиней появление течки на третий день после опороса не является редкостью[84]. У коров первая после отела течка наступает гораздо позже по сравнению с самками других видов животных в силу особенностей строения плаценты и длительного процесса инволюции матки. Эстральный цикл коров затормаживают такие факторы, как теленок на подсосе, частое доение коровы. У коров большинства европейских пород первая течка начинается примерно через 30 дней после отела. У коров молочного направления продуктивности высокие суточные надои молока в послеродовый период, как правило, отодвигают сроки проявления половой охоты. А присутствие в стаде быка, наоборот, сокращает этот период до 27 дней.

Имеются некоторые породные особенности активизации эстрального цикла у коров. Так, у красного скота породы синди (Sindhi) при отъеме теленка сразу после рождения половая охота наступает спу-

[84] *Benjaminsen E., Karlberg K.* Post weaning oestrus and luteal function in primiparous and pluriparous sows // Res. vet. Sc. 1981. No 30. P. 318–322.

стя 110 дней после отела. Если же теленка оставляют на подсосе с матерью, то половая охота у коровы проявляется позже — на 157-й день. У коров мясных пород с теленком на подсосе половая цикличность восстанавливается через шесть месяцев, т. е. после того, как теленок прекращает сосать мать.

У овец с половым сезоном половая охота наступает вскоре после окота, т. е. до наступления метафазы полового цикла.

Важно подчеркнуть, что у жвачных животных, в первую очередь у крупного рогатого скота молочного типа, эстральный цикл возобновляется на фоне интенсивной лактации. У других видов животных (кошачьи, псовые, приматы) лактация и половая активность несовместимы. Один вид активности тормозит другой вид активности. В послеродовый период гормон аденогипофиза пролактин стимулирует функцию молочной железы, создает условия для проявления материнской доминанты, но в то же время тормозит выделение гипоталамусом гонадотропин-релизинг фактора. У жвачных животных реципрокных отношений между пролактином и гонадотропин-релизинг нейросекреторной активностью гипоталамуса не наблюдается.

14.6. НЕКОТОРЫЕ ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ САМОК

Крупный рогатый скот. Самки крупного рогатого скота относятся к категории животных, у которых эструс, как правило, не имеет яркой клинической и поведенческой манифестации. Изменения со стороны наружных половых органов при эструсе у коров зачастую слабо выражены. Поведение при этом также меняется незначительно. Все это создает трудности для своевременного выявления самок в охоте и результативного искусственного осеменения. Поскольку в скотоводстве принято искусственное осеменение, то изза проблем с выявлением коров в фазе половой охоты период бесплодия самок после отела (сервис-период) может затянуться. Продолжительный «сервис-период» не оправдан как с экономической, так и с физиологической стороны. Затяжной период бесплодия сокращает объем валовой продукции (молоко + мясо) и приводит к патологиям половой сферы. Поэтому своевременное выявление коров и телок в состоянии эструса представляет крайне актуальную задачу для всего скотоводства.

Самым эффективным способом выявления коровы в охоте является реакция самки на самца, а именно, выявление коитальной рецептивности самки по ее поведению в компании самца. Бык в стаде выступает как наиболее надежный маркер эструса у коровы или телки. Однако современные технологии скотоводства исключают присутствие быка в стаде, поскольку повсеместно практикуется искусственное осеменение. Содержать на ферме быка-производителя нецелесообразно как по экономическим, так и по организационным соображениям. При искусственном осеменении используется сперма быков-производителей, прошедших тщательную проверку и рекомендуемых специалистами в качестве улучшателей породы. Тем не менее в ряде передовых хозяйств в стаде держат так называемых быков-пробников. Такие самцы при достижении возраста половой зрелости (в 6–9 месяцев) предварительно подвергаются хирургической подготовке (см. ниже), что лишает их возможности совершать коитус. Однако эти молодые бычки, находясь в стаде коров, демонстрируют высокую либидозную активность и потому быстро и точно выявляют самок в состоянии половой охоты. Бык-пробник преследует самку с признаками эструса. При наличии у коровы коитальной рецептивности бык-пробник производит на нее садку без коитуса, что фиксируется обслуживающим персоналом.

Таблица 20

Поведенческие сигналы эструса крупного рогатого скота (по A. F. Fraser и D. M. Broom, 1997)

Поведенческие проявления	Степень внешнего проявления поведения		
	Интенсивное	Среднее	Слабое
Беспокойство	++++	+	—
Вокализация (мычание)	+++	++	+
Облизывание других животных	++	++	+
Садка на других коров	+++	++	+
Неподвижность при попытках совершить садку со стороны других коров	++++	+++	+++
Конвульсивные сокращения мускулатуры промежности, попытки частого мочеиспускания	++	++	+
Стойка с аркообразной или вытянутой спиной	++	++	+
Пониженный аппетит	+	—	—

Примечание: ++++ — предельно выраженное поведение, — — проявление отсутствует).

Присутствие быка-пробника в стаде коров полезно по двум причинам. Во-первых, самец точно выявляет самку в состоянии половой охоты и указывает оптимальное время для искусственного осеменения самки. Во-вторых, присутствие самца-пробника в группе самок благоприятно отражается на их физиологическом состоянии. При наличии самца в стаде у коров после отела быстрее протекает процесс инволюции матки и активизируется восстановление эстральной цикличности. В результате сокращается послеотельный период бесплодия. При возникновении у коровы послеродовых осложнений выздоровление самки идет активнее и быстрее в присутствие самца. После стимуляции быком-пробником у коров и телок наступает полноценный эстральный цикл с нормальной овуляторной фазой. Поэтому результативность искусственного осеменения (оплодотворяемость самок, выход телят в расчете на 100 коров) в присутствии в стаде быка-пробника выше.

В силу того, что не во всех хозяйственных ситуациях быки-пробники могут быть использованы, ниже приведены основные признаки коровы (телки) в состоянии эструса, которые доступны для наблюдения обслуживающим стадо персоналом:

- корова беспокоится, проявляет повышенную двигательную активность;
- корова мычит чаще, чем обычно;
- корова больше, чем обычно, уделяет времени грумингу, чаще лижет других животных в стаде;
- другие члены стада (прежде всего молодые коровы и телки) проявляют повышенный интерес к корове в состоянии эструса, тщательно обнюхивают ее промежность, пытаются вскочить на эту корову;
- эструс продолжается 12–24 часа (у телок эструс короче, чем у зрелых самок).

На основе изучения индивидуальных проявлений эструса у коров и телок разных пород A. F. Fraser, D. M. Broom (1997) предлагают выявлять три степени клинического и этологического проявления половой охоты у самок крупного рогатого скота: интенсивную охоту, средне выраженную охоту и слабо выраженную охоту (табл. 20).

Анализ приводимой таблицы показывает, что для обслуживающего персонала наиболее объективным и облигатным признаком эструса у коров и телок является неподвижность текущей самки при попытках совершения садки со стороны других самок (рис. 121).

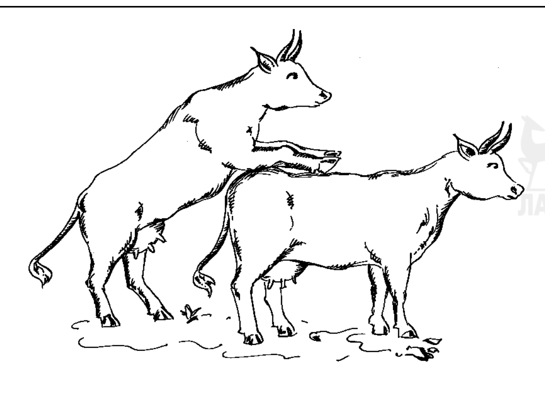


Рис. 121
Садка на корову в охоте

Однако и здесь кроется некоторая сложность. Дело в том, что далеко не все коровы демонстрируют готовность совершить садку на самку с признаками эструса. При малом количестве коров в стаде может случиться так, что ни одна из них не будет «заинтересована» в особом состоянии соплеменницы и не станет вспрыгивать на нее. Когда же в стаде одновременно текут две и более коров (телок), то внимание соплеменниц, как правило, сосредотачивается только на одной из текущих самок. Другая особь с эструсом остается незамеченной. Что же касается самок со слабой этологической манифестацией эструса, то их выявление в стаде имеет еще бо́льшие трудности. С этой задачей успешно справляется только бык-пробник.

Что является причиной широкой вариабельности в поведенческом проявлении эструса у самок крупного рогатого скота, остается неясным. Высказывается предположение о генетической основе данного явления. Имеется суждение о том, что многолетнее (на протяжении многих поколений) применение искусственного осеменения в молочном скотоводстве привело к затуханию поведенческой манифестации эструса у самок из-за отсутствия адресата этого поведения — самца. Раздельнополое выращивание молодняка в скотоводстве и изоляция половозрелых самок от контактов с самцами приводит к тому, что половое поведение коров и телок становится невостребованным, т. е. теряет всякий биологический смысл.

Овцы и козы. Особенностью проявления эструса у овец является так называемая тихая охота. Имеется в виду, что клинические и этологические выражения эструса у овец мало заметны. Наиболее надежным способом выявления овец в состоянии половой охоты служит метод наблюдения за поведением самок в присутствии самца (барана). Зачастую самка первая инициирует контакт с самцом. По мере развития половой охоты овца сама отыскивает самца в отаре, следует за бараном, трется о него. При наступлении коитальной рецептивности самца специфически помахивает хвостом.

Либидозная активность самки у домашних овец меняется не только по мере развития эструса, но имеет и индивидуальные особенности. Некоторые самки активно отыскивают барана в стаде. При доступности нескольких самцов самки проявляют индивидуальную избирательность и отдают предпочтение наиболее активным в половом отношении баранам. Для овцематок не характерно обоюдное вспрыгивание в присутствии текущей самки в группе, что типично для коров.

Козы, в отличие от овцематок, демонстрируют яркие этологические проявления эструса. Самки домашней козы еще до наступления клинически выявляемой течки начинают проявлять беспокойство, часто блеют, снижают молочную продуктивность и потребление корма. На протяжении всей течки коза демонстрирует частое помахивание хвостом, который при этом занимает горизонтальное или вертикальное положение. Коза в состоянии эструса стремится к сближению с самцом, а при отсутствии самца может покинуть стадо.

Лошади. Либидозное поведение кобыл имеет ряд видотипичных признаков, отсутствующих у других видов животных. Кобыла в состоянии половой охоты принимает позу, характерную для мочеиспускания. Животное останавливается, расставляет

задние конечности, слегка приседает на них. При этом отмечается выделение слизи и небольшого количества мочи из половой щели. Выделения попадают на скакательные суставы кобылы. В этой позе у кобылы приподнят хвост, центр тяжести приходится на одну из задних конечностей. Поэтому другая конечность слегка согнута в суставах, а ее копыто едва касается земли. Половые губы кобылы при попытках мочеиспускания ритмично раздвигаются и смыкаются за счет мышечных сокращений, обнажая при этом клитор. Эстральные проявления у кобылы продолжаются от 4 до 6 дней, но могут затянуться и до 20 дней.

Другие лошади обычно живо реагируют на кобылу в состоянии половой охоты. В присутствии жеребца кобыла в охоте сама сближается с ним и подставляет заднюю часть тела, принимая при этом неподвижную позу с расставленными задними конечностями, и позволяет жеребцу делать садку. Замечено, что кобылы с неустойчивой психикой в состоянии половой охоты могут лягать жеребца при его попытках произвести садку.

У кобыл распространены нарушения эстрального цикла разной природы. Встречается «тихая» течка, характеризующаяся отсутствием стереотипов полового поведения при нормально развивающемся овогенезе и своевременной овуляции.

«Нимфомания» представляет прямую противоположность тихой охоте, поскольку характеризуется затянувшейся течкой, которая может возникнуть в результате нескольких спонтанных овуляций, следующих друг за другом с коротким интервалом.

«Затянувшаяся течка» относится к случаю, когда течка превышает 10-дневный период. Эта патология обычна для начала полового сезона, а также первого эстрального цикла молодых кобыл. Течка затягивается в этих случаях из-за того, что по разным причинам у кобылы вовремя не наступает овуляция.

«Сезонный анэструс» — еще одно нарушение полового цикла, характерное для кобыл в северных странах. По сообщениям коневодов северных стран Европы и северных штатов США, а также Канады, у 50% кобыл в зимнее время течка не наступает.

«Симуляция» эструса также известна специалистам в области коневодства как одно из нарушений половой цикличности. В этом случае отмечают либидозную активность кобыл на фоне отсутствия эволюции фолликулов. Специалисты воздерживаются от объяснений данной патологии. Высказывается предположение, что причиной симуляции эструса может быть высокий уровень эстрогенов и близких к ним по химическому строению и физиологическим свойствам веществ в кормах лошадей. В других случаях рассматривается возможность роста и развития фолликулов без полноценной яйцеклетки. При этом эндокринная активность такого фолликула остается высокой, что провоцирует соответствующее половое поведение кобыл в отсутствие овуляции.

Свиньи. Видотипичным признаком половой охоты у свиней следует считать реакцию замирания, которая возникает у самки при надавливании на поясницу. Эта специфическая реакция самки совпадает с ее коитальной рецептивностью и продолжается около 24 часов. Свинья в состоянии половой охоты проявляет повышенное беспокойство и вокализирует специфическим похрюкиванием. Свиноматки пород со стоящими ушами при этом периодически настораживаются, поднимая вверх и направляя ушные раковины в сторону источника раздражения. При групповом содержании на свинью в состоянии охоты делают садку другие самки. Однако это необязательно и происходит реже, чем у крупного рогатого скота. Замечено, что если это происходит, то вскакивание на свиноматку в состоянии эструса производит одна и та же свинья из группы.

14.7. СТИМУЛЫ, АКТИВИЗИРУЮЩИЕ ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМКИ, «БИОСТИМУЛЯЦИЯ САМКИ»

В настоящее время общепризнано, что внешние раздражители играют важную роль в инициации проявления всех составляющих либидозного поведения самок. Особенно заметна роль самца в стимуляции полового поведения самки. Некоторые исследователи полового поведения домашних животных используют термин «биостимуляция» для обозначения данного явления. Важность стимулирующих действий со стороны самца как внешнего фактора была признана после того, как было описано явление, известное сегодня под названием «Виттен-эффект»[85].

В свое время W. K. Witten (1956) установил, что при интродукции в колонию мышей с устоявшейся иерархией незнакомого самца происходит внезапная активизация и синхронизация половой активности всех (или большинства) самок этой колонии мышей. Исследования показали, что синхронизацию полового цикла самок вызывает запах незнакомого самца. Позже «Виттен-эффект» был получен и на самках других видов.

К настоящему времени известно, что активизирующее влияние на половую функцию самок имеет не только запах самца, что характерно для многих грызунов, свиней, коз, но и его вид (у овец и коз), его вокализация (у свиней) и прямой физический контакт (толчки хряка, барана, быка). Интересно, что если у большинства видов домашних животных биостимуляция со стороны самца имеет отсроченный характер, то у свиньи в состоянии эструса контакт с хряком дает сиюминутный эффект. Свинья принимает позу неподвижности и демонстрирует коитальную рецептивность сразу же после получения со стороны хряка стимулирующих воздействий в виде похрюкивания, одоральной стимуляции, физического толчка или после попадания нескольких капель семенной жидкости на рыло самки.

Доказательства биостимулирующего влияния самца на половую активность самки получены и на крупном рогатом скоте. Когда в стадо новотельных коров молочного направления продуктивности запускали быка-пробника, течка у коров наступала достоверно раньше, чем у коров-аналогов без быка-пробника. Самец оказывал положительное влияние и на течение послеродового процесса у коров. Причем сокращение периода послеродового бесплодия при наличии быка в стаде достигало 4 недель. А это имеет уже выраженный экономический эффект. Следовательно, присутствие самца в стаде коров оправдано не только с физиологической точки зрения, но и из соображений эффективности производства молока.

На домашних животных доказано, что индукция эстрального цикла у самок обеспечивается не только внутренними, эндогенными факторами, но и внешними стимулами. В последнем случае особую роль играет биостимуляция через усиление нейрогуморальной регуляции полового цикла самки за счет феромонов, акустических сигналов, внешнего вида присутствующего в непосредственной близости самца, а также тактильных ощущений самки в результате ухаживания самца.

Самостоятельную и ничем не заменимую роль в подготовке самки к половому акту и оплодотворению играет и безусловнорефлекторная стимуляция за счет раздражения эрогенных зон, например тыканье носом, вылизывание и толчки самца в область промежности и наружных половых органов самки. Экспериментально показано, что коитальная рецептивность самки у крупного рогатого скота, овец, коз и близких к ним видов формируется именно под влиянием механического раздражения рецепторов промежности и наружных половых губ, производимого самцом в процессе ухаживания за самкой.

[85] *Whitten W. K.* Modifications of the oestrus cycle of the mouse by the external stimuli associated with the male // J. Endocr. 1956. No 13. P. 399.

Нарушение половой функции у самок домашних животных не в последнюю очередь является следствием раздельнополого содержания животных, отсутствия самца как обязательного стимула в окружении самок. С этой точки зрения особо тревожное положение складывается в молочном скотоводстве, технологии которого предполагают только искусственное осеменение и исключают присутствие быка в окружении коров на протяжении последних 100 лет.

Синхронизация течки. Во многих отраслях животноводства заметный экономический эффект дает синхронизация половой охоты у самок и возможность результативного осеменения всего поголовья самок за короткий промежуток времени. Скажем, в свиноводстве это гарантирует «туровые опоросы», что выгодно с точки зрения организации производства и обеспечения хороших санитарно-гигиенических условий содержания животных. Причем биостимуляция самок самцом-пробником дает хороший эффект не только с точки зрения провокации течки у самок, но и результативности последующего естественного и искусственного осеменения.

По данным A. F. Fraser и D. M. Broom (1997), в группе овцематок течка даже в половой сезон задерживается на 18–20 дней, если самцов и самок содержат раздельно. Введение барана в группу овцематок в состоянии полового покоя прерывает у самок анэстральную фазу полового цикла и стимулирует развитие полноценной (течка + + половая охота + овуляция) эстральной фазы, причем самец не только стимулирует половое поведение, но и синхронизирует его у разных самок по времени. Особенно эффективна стимуляция со стороны самца-пробника в переходный период к половому сезону и в конце полового сезона. Так, вазэктомированные[86] самцы в стаде овец и коз стимулировали развитие половой охоты в 91% случаев у коз и 97% случаев у овец.

[86] Вазэктомия — иссечение участка семяпроводов, в результате чего при эякуляции сперма извергается в брюшную полость самца.

14.8. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМЦА

Половое влечение самца к самке (либидо) формируется в процессе полового созревания и сохраняется на протяжении длительного времени. Этот период жизни часто называют репродуктивным периодом. У разных видов животных продолжительность репродуктивного периода различна. В дикой природе продолжительность жизни особей мужского пола практически ограничивается окончанием репродуктивного периода. В силу разных причин самец после утраты либидо очень быстро погибает. Либидозная активность самца определяется главным образом продукцией тестостерона половыми железами. Об этом убедительно свидетельствуют опыты с кастрацией самцов разных видов, а также опыты по пересадке семенников или введению тестостерона самкам. В последнем случае самки начинают демонстрировать алгоритмы мужского поведения. В центральной нервной системе (например, в гипоталамусе) как самцов, так и самок, имеются рецепторы к тестостерону, раздражение которых запускает эмоционально-мотивационную программу мужского поведения у особей обоих полов.

В специальной литературе приводятся доказательства и генетической обусловленности либидозной активности самцов. Так, D. G. V. Wood-Gush и L. B. Murphy (1970) отмечали связь генетики и полового поведения петухов. Обилен (1974) показал такую же причинно-следственную связь у лабораторных животных. E. S. E. Hafez (1962) приводит значение коэффициента наследуемости половой активности самцов морской свинки, домашних кур, домашних свиней и быков. Связь полового поведения с генетикой подтверждают и опыты по скрещиванию животных с разным уровнем либидо (E. Porzig et al., 1974). Отбор производителей по признаку высокой половой активности в 20 поколениях приво-

дит к тому, что производители демонстрируют устойчивую высокую либидозность (D. B. Berton, P. B. Siegel, 1983). Однако при этом просматривается тенденция к сокращению объема единичного эякулята у самца.

Пока остается неясным механизм наследования не только полового, но и поведения животных в целом. Эта проблема вызывает в научном мире много споров. Само поведение не кодируется генами. По крайней мере, еще никому не удалось найти ген, определяющий тот или иной стереотип поведения. Однако генетическое кодирование морфологических структур (например, клеток Сертолия в семенниках самцов), вырабатывающих мужской половой гормон тестостерон, через систему соответствующих ферментов не вызывает возражений у специалистов. В научной литературе высказывается предположение и о том, что генетическому детерминированию подвергается не само поведение, а программа поведения. Однако молекулярная генетика не предлагает убедительных доказательств этой гипотезы. Программа полового поведения через повышение секреции половых гормонов запускается рядом факторов внешней среды и врожденно узнаваемыми признаками. Например, у нерки (Oncorhynchus nerka) присутствие в экспериментальном бассейне ярко окрашенных самок (или моделей) приводило к активизации полового поведения самцов (C. J. Foote et al., 2004), причем при наличии выбора в бассейне готовых к нересту самок самцы отдавали предпочтение более ярко окрашенным самкам и производили нерест именно с ними.

У быков уровень либидо варьирует в зависимости от возраста и породной принадлежности. В целом половая активность быков мясных пород ниже, чем половая активность быков молочных пород. При сравнении разных видов животных более высокая половая активность обнаруживается у самцов с половым сезоном. Очевидно, что половая доминанта у животных с половым сезоном имеет более высокий уровень напряжения и приоритетности на фоне других мотивационных состояний. Так, баран в начале случного сезона делает до 50 садок за день. Петух (домашних кур при вольном содержании можно считать животными с половым сезоном) за день спаривается с курами до 25–30 раз. Однако либидозная активность таких самцов ограничена коротким временны́м промежутком.

В дикой природе половая активность животных может быть не менее напряженной. Автор наблюдал в лесу за парой дятлов ранней весной, которые временно утратили свойственную этим птицам осторожность. Подсчеты показали, что у наблюдаемой пары совокупление повторялось через каждые 5–15 минут на протяжении всего светового дня с некоторым снижением частоты спариваний в середине дня. Физиологическое напряжение партнеров доводило птиц в конце дня до полного изнеможения. После совокупления самец терял сознание на 15–20 секунд и падал с дерева на землю. Восстановительный процесс занимал у него несколько минут. По крайней мере в течение следующих 3–5 минут самец был не в состоянии взлететь на дерево, к чему его призывала самка.

Животные полицикличные такого напряжения выдержать не могут. Поэтому, скажем, хряк при свободном доступе к свиноматке в состоянии половой охоты делает за день не более 5 садок, а бык в стаде коров — не более 10 садок. Петухи в условиях искусственного освещения утрачивают репродуктивную сезонность. При этом исчезает и сезонность половой активности петухов. У мясных кур при гаремном содержании петух выполняет всего 0,48 садки за день (M. A. Appleby, J. A. Mench, B. O. Hughes, 2004).

В отдельных случаях — после продолжительного периода сексуального покоя — самцы полицикличных животных демонстрируют повышенную половую активность.

Так, молодые быки в подобных обстоятельствах за день совершали до 80 садок, хряки — до 10 садок (Б. Новицкий, 1981). Однако в последующие дни половая активность самцов резко падала вплоть до полного отказа совершать садки на самок в состоянии половой охоты.

Уровень либидо у самца находится под влиянием факторов внешней среды. Влияние многих из этих факторов на половую активность самцов имеет условно-рефлекторную природу, что нехарактерно для изменений либидозного состояния самок.

Молодые баранчики в окружении незнакомых овцематок снижают половую активность. Дискомфорт вследствие непогоды, физическая боль или болезнь также подавляют либидо самцов. Кроме того, целенаправленная деятельность человека также относится к факторам, изменяющим либидо у самцов. Так, в свиноводстве отбор по скороспелости (максимальная живая масса тела в раннем возрасте), а также селекция, стимулирующая сальные качества, приводят с понижению половой активности самцов. У других видов животных (домашние кошки, собаки, декоративные птицы и аквариумные рыбы) ожирение вследствие неправильной организации питания животных также понижает половую активность самцов.

В контексте обсуждаемой проблемы интересно следующее наблюдение за последствиями потери либидо самцами. В случае, когда самцы по каким-то причинам утрачивают мотивацию полового поведения, они становятся склонными к объединению с аналогичными самцами своего вида. Такие однополые ассоциации характерны для старых быков, баранов вне полового сезона. Они распространены и у птиц, например, образуются осенью молодыми селезнями, а весной взрослыми самцами диких крякв. По мнению A. F. Fraser и D. M. Broom (1997), целью ассоциирования животных данного типа является дальнейшее подавление невостребованного либидо. Поскольку дружеские ассоциации самцов достаточно устойчивы, с точки зрения адаптации к складывающимся условиям жизни такие ассоциации представляются биологически оправданными.

ПРОЯВЛЕНИЕ МУЖСКОГО ЛИБИДО

У самцов подавляющего большинства видов копытных (исключение составляют свиньи) обязательным компонентом полового поведения выступает реакция Флешмана (сошниково-назальный рефлекс). Она проявляется в том, что самец вытягивает вперед голову и шею, напрягает мышцы ноздрей и поднимает верхнюю губу, оголяя резцы верхней челюсти и десну. При этом животное совершает частые вертикальные движения головой и поверхностные вдохи. Эта реакция самца возникает в ответ на обнюхивание мочи самки или ее половых органов и промежности. Самцы домашней кошки демонстрируют эту реакцию и без контакта с самкой. Для этого коту достаточно учуять запах феромона — валериановой кислоты. Впервые данное поведение самцов описал в 1930 г. К. М. Шнайдер[87]. Он установил, что эту необычную реакцию самцов можно вызвать некоторыми летучими веществами, впоследствии оказавшимися половыми аттрактантами, названными феромонами. Обнажение верхней челюсти, качание головой и поверхностные дыхательные движения обеспечивают нагнетание воздуха к отверстиям органа Якобсона (сошниково-назальный орган), которые расположены под верхней губой на десне. Орган Якобсона — это орган, специализирующийся на восприятие феромонов.

Помимо сошниково-назального рефлекса, манифестация либидозного состояния самцов имеет и массу других клинических индикаторов. Сюда относятся тычки носом в область промежности самки, пинки передней конечностью, цокание

[87] *Schneider K. M.* Das Flehmen // Zool. Gart. Lpz. 1930. No 4. S. 183–198.

языком, вылизывание наружных половых губ и промежности самки, видоспецифическая вокализация (низкочастотное блеяние, ржание, скуление). Наиболее богатый репертуар демонстраций своего либидо наблюдается у самцов домашних коз. Помимо перечисленных выше проявлений либидозного состояния, козел демонстрирует и такие признаки:

- разбрызгивание мочи, которая попадает ему на задние ноги;
- бодание самки в заднюю часть тела;
- попытки (ложные) совершить садку с подходом к самке сбоку и даже спереди.

Отмеченные выше признаки в той или иной мере характерны для многих видов животных. Однако существуют манифестации полового возбуждения самца, которые являются видотипичными признаками. Так, быки крупного рогатого скота совершают качающие движения головкой хвоста и перед коитусом выделяют небольшие порции кала. Кобель перед садкой поднимает заднюю конечность и пытается помочиться. Индюк распускает перья и принимает легко узнаваемый вид, демонстрирует наполнившуюся кровью серьгу (эрекция). Петух перед спариванием своеобразно распускает перья крыла.

Поведение самца, предшествующее коитусу, состоит из нескольких стереотипичных действий, демонстрация которых иерархически выстроена и имеет каскадный характер, т. е. каждое последующее действие представляется развитием предыдущего.

В результате демонстраций стереотипичных действий самца, не встречающих сопротивления самки, его половая мотивация усиливается и достигает кульминации, приводящей к коитусу. A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) в каскадно развивающихся манифестациях самца усматривают определенный смысл. В обобщенном виде они составляют:

- угроза и демонстрация своего присутствия;
- вызов и конкуренция соперникам;
- оповещение и маркировка территории;
- поиск и преследование самок;
- толчки, пинки и ложные садки на самку.

Угроза и демонстрация своего присутствия обыкновенно осуществляется самцом в положении стоя. Адресатом данного поведения в присутствии самки может быть соперник или представитель другого вида, включая человека. Угроза как проявление агрессивных намерений развивается у самцов под влиянием усиления секреции тестостерона. При кастрации самцов (купировании источника тестостерона) уровень агрессии самцов резко падает. Выражение угрозы выступает в форме психического состояния по принципу «нападай или отступай». Бык при этом роет землю передней ногой, изгибает дугой шею, закатывает глаза так, что становятся видны белки, вздыбливает шерсть вдоль хребта. В состоянии угрозы бык выставляет плечо в сторону объекта угрозы.

Жеребцы прижимают уши, закатывают глаза, производят низкочастотное ржание, встают на дыбы. При этом, если преимущества одного из жеребцов очевидны, то до физических контактов дело может и не дойти. Самцы ограничиваются средствами ритуализации.

Бараны выражают угрозу проще: они топают передней ногой.

Кобели опускают голову, пристально смотрят в глаза противнику, демонстрируют оскал зубов, рычат, поднимают на хребте шерсть, определенным образом выставляют хвост.

Не менее информативны мимика и поза угрозы у представителей семейства кошачьих.

Готовность к нападению на соперника имеет разную степень вероятности у разных индивидуумов, несмотря на то что выражение угрозы и демонстрации у всех самцов одного вида стереотипично. Большую роль в данной ситуации играет тип высшей нервной деятельности животного.

Часто реалистичность угрозы самца и его готовность к нападению определяют типом его темперамента, для характеристики которого используют такие термины, как «агрессивный», «застенчивый», «возбудимый», «апатичный», «трусливый», «спокойный», «упорный». В этих терминах просматривается личностное отношение человека к животному, т. е. антропоморфизм. Но более объективного количественного выражения угрозы специалисты, к сожалению, предложить не могут.

Вызов и конкуренцию наблюдают в поведении самцов многих видов животных. Вызывающее поведение самца просматривается в присутствии других животных, в первую очередь самцов-конкурентов. Когда вызов принимается, то возникает драка и ситуация завершается формированием иерархических отношений. Один из соперников занимает доминирующее положение, а другой — подчиненное. У диких животных доминант получает первоочередное право спариваться с самкой (самками).

В процессе одомашнивания безальтернативность присутствия двух самцов утратилась. У домашних животных, например в отаре овец, баран-доминант делает больше садок. Однако и субдоминантам удается спариваться с самками в состоянии охоты.

Сходным образом разворачиваются события и в стаде коров при наличии нескольких быков, а также среди кобелей в стае бродячих собак или у самцов домашних кошек на «свадьбах».

Вызов у быков имеет три яркие черты.

1. Бык с низко опущенной головой роет землю передней конечностью и забрасывает ее себе на спину.

2. Опустившись на запястные суставы («колени»), самец яростно трется мордой и рогами о землю.

3. В положении стоя бык мычит надломленным низким голосом.

Оповещение и маркировка территории самцами присутствуют не только в дикой природе. Они сохранились и в поведении одомашненных животных. Например, изрытая копытами и рогами земля в загоне быка ясно указывает на территориальные претензии хозяина загона. У жеребцов маркировка территории также имеет место. Кроме изрытой копытами земли владения жеребца отмечены мочой и кучами кала в пограничных участках пастбища, занимаемого самцом и его гаремом. Жеребец периодически изучает запаховые метки на своей территории и при необходимости освежает их мочой и калом. Считается, что маркировка территории не только разграничивает владения самцов. Феромоны, содержащиеся в моче и кале жеребца, стимулируют у кобыл половую цикличность.

Поиск и преследование самок составляют важные компоненты полового поведения самца. Они не только повышают вероятность встречи полов, но и обеспечивают то, что называется «биостимуляцией» самки. Эти элементы полового поведения самца в конце концов устанавливают доверительные отношения между потенциальными половыми партнерами. Бараны наиболее навязчивы в своих преследованиях самок не только в состоянии половой охоты, но и в период, предшествующий ее началу. Быки на пастбище также проводят много времени, инспектируя состояние коров в стаде, проверяя их готовность к спариванию.

При вольном содержании (на пастбище, в больших загонах и пр.) самцы не прекращают поиски самок с состоянии течки. Поэтому тыканье мордой в область промежности самки — постоянное занятие самца. Опытные самцы-производители отыскивают самок еще в фазе проэструса. Обнаружив такую самку, самец держится поблизости от нее и не прекращает ее преследование до возникновения у самки коитальной рецептивности. Самцы преследуют самок по-разному. Жеребцы вынуждают кобылу двигаться, периодически покусывая ее в области крупа, а также за

скакательные суставы. Хряки подталкивают свиноматку рылом под брюхо. Быки кладут голову на спину коровам. Кобели также кладут голову на спину суке и предпринимают ложную попытку сделать садку, подойдя к ней сбоку или даже со стороны головы.

Толчки, пинки и ложные садки на самку встречаются практически у всех видов животных, т. е. выступают в качестве облигатных элементов ухаживания самца за самкой. Если самка не готова к спариванию, то эти действия самца провоцируют ее на движение и продолжение преследования со стороны самца. Если самка при этом не убегает от самца, то это свидетельствует о ее рецептивности.

У быков и козлов данное поведение проявляется в форме легкого бодания. Жеребец толкает кобылу плечом или подбородком. Помимо этих действий жеребец может щипать и покусывать кобылу за разные части тела от крупа до шеи. Хряк толкает свиноматку рылом под брюхо.

Толчки, пинки, ложные садки и прочие механические воздействия самца на самку обладают стимулирующим свойством, ускоряют время наступления течки и коитальной рецептивности.

После успешного спаривания партнеры не торопятся расходиться. При этом они демонстрируют еще один распространенный стереотип полового поведения — обоюдное стремление оставаться рядом друг с другом. Это важное для воспроизводства поведение самца и самки способствует повторному спариванию и повышает вероятность оплодотворения. У копытных животных самец после спаривания остается рядом с самкой, зачастую касаясь ее тела своим. Если животные находятся на пастбище, то самец щиплет траву в непосредственной близости от самки. Самцы при этом периодически кладут голову на круп самки, что особенно выражено в отношениях жвачных животных.

МОТИВАЦИОННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ (ЛИБИДО)

Уровень индивидуальной либидозной активности животных варьирует в широких пределах. Замечено, что ожиревшие производители имеют более низкий уровень половой активности. Среди мясных пород крупного рогатого скота быки по мере их созревания и накопления живой массы снижают половую активность.

У хряков наблюдается нарушение либидо при возникновении повреждений опорно-двигательного аппарата, например при артритах (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). К сожалению, эта проблема возникает у подавляющего большинства хороших производителей. Посмертное изучение опорно-двигательного аппарата обнаруживает патологические изменения крупных суставов как передних, так и задних конечностей хряков-производителей. Типичным для хряков является деформация тазобедренного сустава. Импотенция хряков во многих случаях является следствием болезненного состояния тазобедренного сустава животных. Проблема суставов хоть и встречается у быков-производителей, но не так часто, как у хряков.

Для производителей всех видов животных характерно снижение половой потенции с возрастом.

Среди факторов, влияющих на половую активность, следует отметить и кормление. Однако этот фактор на самцов разных видов действует по-разному. Так, у молодых быков избыточное потребление питательных веществ снижает либидо, подавляя секрецию тестостерона, а у хряков недокорм отрицательно влияет на половую доминанту.

В литературе приводятся сообщения о связи мотивационного состояния полового поведения самцов с их генетикой. Так, низкая половая потенция зафиксирована у монозиготных триплетных быков (A. F. Fraser, D. M. Broom, 1997). Быки молочных пород обычно более активны по сравнению с быками мясных пород.

Наблюдаются сезонные колебания либидо у самцов. Это относится и к видам с половым сезоном, и к полицикличным видам. Доминирующие в стаде самцы демонстрируют высокое либидозное состояние на протяжении нескольких сезонов подряд. По данным E. S. E. Hafez (1962), у животных с половым сезоном либидо повышается в период размножения. Однако и вне сезона размножения самцы не утрачивают полностью половую активность. Это подтверждают наблюдения за самцами домашних овец и коз. В жарком климате у этих видов животных половая сезонность слабо выражена.

Считается, что не существует прямой зависимости между половой активностью самца и его спермопродукцией. По крайней мере, по данным специалистов по искусственному осеменению у хряков, баранов-производителей и быков-производителей с разным уровнем либидо объем и качество спермы одинаковы. Поэтому при оценке уровня оплодотворяющей способности самца высокая результативность может быть отнесена не к качеству спермы, а к его поведению во время спаривания. Для искусственного осеменения либидо самца имеет значение лишь в том смысле, что активный самец легче идет на чучело (искусственную вагину) и быстрее отдает сперму.

ИЗМЕРЕНИЕ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ САМЦА

Количественно оценить либидо самца можно по следующим показателям:

- количеству эякуляций в тесте на половое изнеможение;
- время реакции на самку (чучело);
- соотношение результативных и неудачных садок (без коитуса);
- соотношение результативных и неудачных коитусов (без эякуляции).

Время реакции на самку и количество эякуляций за единицу времени рассматриваются как наиболее важные показатели половой активности самца. Очевидно, что при количественной оценке либидозного состояния самца необходимо для всех испытуемых создать одинаково благоприятные условия. В половом поведении самцов важную роль играют условно-рефлекторные составляющие. Следовательно, половое поведение самца может быть как заторможено, так и активизировано рядом внешних стимулов.

Но даже в благоприятных условиях половое поведение двух самцов может отличаться, если в предварительный период они находились в разных условиях. Например, быки в присутствии постоянного стимула (самок) при тестировании дадут меньшее количество эякуляций за единицу времени, чем их аналоги, содержавшиеся в изоляции от самок в предварительный период.

Количество эякуляций за определенный промежуток времени (1–3 суток) является объективным критерием половой активности самца у стадных животных. Неудачные садки и незавершенные эякуляцией коитусы, безусловно, свидетельствуют о более низком либидо у самца в условиях свободной конкуренции, например на пастбище.

Время рефлекса, несмотря на явную зависимость от внешних и внутренних факторов, в определенных ситуациях может быть полезным и эффективным тестом при оценке либидозного состояния самца. Время обнимательного рефлекса, определяемое с момента предъявления быку самки и до вспрыгивания на самку, зависит от индивидуальных особенностей животных и колеблется в пределах от 2 до 12 минут. A. F. Fraser (1957) изучал время полового рефлекса у 102 быков разного возраста и породной принадлежности. Он установил, что у быков старше 4 лет время обнимательного рефлекса в несколько раз продолжительнее, чем у быков до 4-летнего возраста. При сравнении быков мясных и молочных пород выяснилось, что последние быстрее реагируют на самку.

При наблюдении за половым поведением быков, баранов и хряков на протяжении 20-дневного периода установлено, что индивидуальная реакция самца на самку (по времени обнимательного рефлекса) довольно стабильна. Однако на протяжении полового сезона она закономерно изменяется. После первого коитуса с эякуляцией время рефлекса у всех самцов возрастает.

КЛЮЧЕВЫЕ СТИМУЛЫ МУЖСКОГО ЛИБИДО

У разных видов животных сигнальными стимулами, запускающими комплекс рефлексов, составляющих половое поведение самца, служат раздражители разной модальности. Выше упоминалось о том, что у самца трехиглой колюшки релизером полового инстинкта служит округлое брюшко самки. Хряк, домашний кот возбуждаются целым рядом стимулов, включая и призывную вокализацию самки. Для самцов многих видов животных релизером полового поведения служат одоральные раздражители — феромоны.

Ключевым стимулом у быков выступает поза коитально рецептивной коровы. Это доказывается тем, что быки проявляют интерес и к искуственным аркообразным конструкциям, сопоставимым по размерам с телом коровы. Поэтому быки легко приучаются совершать садку на чучело, отдаленно напоминающее самку данного вида животных. Простейшее чучело используется в программах тестирования быков-производителей. Исследователи сообщают, что из 2500 быков примерно 90% самцов совершали садку на такое чучело. Но при наличии выбора бык все-таки отдает предпочтение живой корове. Очевидно, что зрительные образы являются для быков главными стимулами либидозного состояния. Однако наблюдение за слепыми быками свидетельствуют о том, что для быков важны и раздражители другой модальности. При естественной случке для быка главным ключевым стимулом выступает зрительный образ самки. Однако его половое поведение корректируется ольфакторными стимулами — феромонами, присутствующими в составе мочи самки в состоянии эструса. Считается, что мужское либидо формируется под влиянием нескольких внешних и внутренних стимулов по накопительному принципу. При достижении критической точки полового возбуждения триггерную роль может выполнить один из них.

Общее правило гласит, что постоянно присутствующий стимул не создает постоянной ответной реакции животного. Когда самцу многократно предъявляется один и тот же стимул, напряжение его либидозного состояния падает. Известно, что перемена стимулов полового возбуждения самца позволяет получать от быка-производителя и барана-производителя за единицу времени большее число эякулятов. Сексуальный интерес у барана, изможденного многократно повторявшимися половыми актами с одной самкой, восстанавливается, когда самцу предлагается другая текущая самка, не вступавшая до этого момента в половые контакты с самцами.

Однако радикальное изменение ключевого стимула приводит к снижению половой активности самца. Например, реакция осла на кобылу в состоянии половой охоты слабее, чем на аналогичную ослицу. Молодые хряки, имеющие опыт спаривания со свиноматками, менее охотно идут на чучело, чем хряки, не имевшие половых контактов с самками своего вида.

В определенных обстоятельствах половое поведение самца запускается нейтральными стимулами и приобретает патологическое выражение. Большое значение в формировании полового поведения взрослых животных имеет половой импринтинг, о чем уже упоминалось выше. Селезни, которых вывела и вырастила курица-наседка, по достижении возраста полового созревания «не узнают» самок своего вида и пытаются спариваться с курами и молодками. Это происходит оттого, что в чувствительный период импринтинга

утята-самцы запечатлеваются на курицу-наседку как носителя половых признаков самок. Самок своего вида (уток) они не воспринимают в качестве половых партнеров.

У млекопитающих раздельнополое выращивание самцов в ранний постнатальный и ювенильный период также приводит к нарушению полового поведения взрослых самцов. Козлики, отнятые от матерей в раннем возрасте и выращенные в гомосексуальной группе, формируют навыки полового общения, ориентированные на представителей своего пола. В присутствии козы в состоянии эструса они возбуждаются, но садку совершают не на самку, а, по привычке, на другого самца.

Эти извращенные реакции могут иметь стойкий характер. Однополое выращивание козликов формирует обратимые половые реакции. Имеется в виду, что через некоторое время общения с самками они переориентируют свое половое поведение на самок собственного вида. Однако после совместного выращивания козликов с баранчиками без самок взрослые козлы демонстрируют устойчивые извращения. Они отдают предпочтение баранчикам как половым партнерам даже в присутствии самок в состоянии половой охоты.

А. Ф. Фрейзер и Д. М. Брум сообщают о том, что в результате чрезмерной половой активности в период размножения у самцов домашних коз и овец происходит развитие агрессивного поведения, достигающее опасных пределов. Драки из-за самок между черномордыми баранами, обыкновенно случающимися в начале полового сезона, в норме затухают по мере завершения сезона спаривания. В начале полового сезона драки между самцами в значительной мере носят ритуальный характер. Однако у некоторых самцов вырабатывается навязчивое агрессивное поведение, напряженность которого не падает, а наоборот, нарастает по ходу полового сезона. В результате постоянных драк у баранов возникают опасные травмы, например расширяется паховый канал и сальник вываливается через него в мошонку. Агрессивное поведение самцов не способствует процессу воспроизводства, поскольку травмированные и больные самцы имеют низкую половую потенцию. Поэтому чрезмерную агрессию самцов необходимо купировать.

14.9. СПАРИВАНИЕ

Спаривание включает несколько рефлекторных действий самца и самки, в результате которых сперма самца попадает в половые пути самки. У большинства видов животных коитальная рецептивность самки развивается за некоторое время до овуляции. Опережающее овуляцию поступление сперматозоидов в половую систему самки физиологически оправдано, поскольку продвижение сперматозоидов в яйцеводы требует определенного времени. Собственно оплодотворение как слияние мужской и женской половых клеток происходит только в верхней части яйцевода. Поэтому предовуляторный коитус идеально синхронизирует движение сперматозоидов и яйцеклеток к месту оплодотворения.

Первые копуляции половых партнеров приходятся на начало эстрального цикла самки с несколькими повторениями по мере его развития. Частота необходимых коитальных контактов различна у разных видов животных и, кроме того, зависит от индивидуальных особенностей партнеров. По мнению M. F. de B. Blockey (1979), частота спариваний больше зависит от либидозного состояния индивидуумов, чем от видовой или породной принадлежности половых партнеров. По мере развития эстрального цикла частота спариваний уменьшается. Отмечена и суточная динамика частоты спариваний. В начале светового дня она выше, чем в середине и в конце дня. Эта цикличность объясняется, прежде всего, потребностями самца во времени, которое ему необходимо на накоп-

ление запасов половых продуктов и восстановление либидозного состояния.

Спаривание является результатом развития эстрального цикла самки и полового возбуждения самца. Оба пола вносят равный вклад в эволюцию данного этологического явления. Активная роль самца в этом процессе выглядит очевиднее и не требует доказательств. Однако роль самки в развитии состояния, приводящего к спариванию, одно время недооценивалось. К настоящему времени накоплен достаточный экспериментальный материал в подтверждение активной роли самки в процессе спаривания.

Причем активная роль самки в выборе полового партнера не является свойством только высокоорганизованных животных. B. B. M. Wong (2004) сообщает о том, что индивидуальные половые предпочтения можно наблюдать у многих рыб. Причем если самка является свидетелем конкурентных взаимоотношений нескольких самцов за право дать потомство, то она чаще выбирает не победителя, а побежденного. Те самцы (доминанты), которые в период размножения преуспевают в стычках из-за самки, не выбираются самками для совместного нереста, поскольку их половая активность уступает субдоминантным самцам. В случае, когда имеет место ухаживание самца за икрой и молодью, доминантные самцы также уступают субдоминантным самцам по качеству заботы о потомстве.

Активную позицию занимают и самки многих видов птиц при выборе полового партнера. Причем в процессе выбора самки иногда проявляют чрезвычайную требовательность. Известны глухариные тока, во время которых самцы пытаются привлечь внимание самки. Достаточно влиятельны самки при формировании пар у голубей. «Последнее слово» остается за самкой при формировании и пар домашних гусей при вольном содержании.

Овцематки в состоянии половой охоты сами подходят к барану на привязи, инициируя таким образом процесс спаривания. Установлено, что если барана держать на привязи, а стадо самок ежедневно выгонять на пастбище, то баран все равно помечает 66% овец за 52 дня. При этом инициатива контактов исходит от свободно содержащихся самок. В том же стаде при свободном содержании барана запаховую метку получают 84% самок. Самостоятельную роль самки в процессе спаривания подчеркивает и то, что при содержании на пастбище с несколькими самцами многие овцематки отдают предпочтение какому-то одному барану и спариваются только с ним.

Здесь уместно привести и результаты такого опыта. Когда нескольких баранов содержали на привязи, но овцематки имели к ним свободный доступ, то 50% самок спаривались только с одним из нескольких доступных самцов. Только 10% самок не демонстрировали сексуальных предпочтений и хаотично вступали в половые контакты со всеми доступными им самцами.

Не менее убедительные факты имеются и в распоряжении скотоводов. Корова в состоянии половой охоты часто убегает из однополого стада и сама отыскивает быка. При этом самка покрывает большие расстояния, например убегает в другую деревню, где содержится бык-производитель. Важную роль в дистантной коммуникации полов крупного рогатого скота имеет вокализация. Заслышав рев быка, корова в состоянии эструса направляется к самцу по кратчайшему маршруту. В случае, если либидозная активность быка недостаточно высока, корова сама делает на него садку, чем стимулирует его последующие активные действия, приводящие к спариванию.

ПРЕКОИТАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Поведение, предшествующее коитусу, характеризуется тем, что внимание самца целиком занято самкой. Обычно самец располагается сзади самки, занимая наиболее удобную позицию для садки. В случаях с импотенцией самец или не обращает на

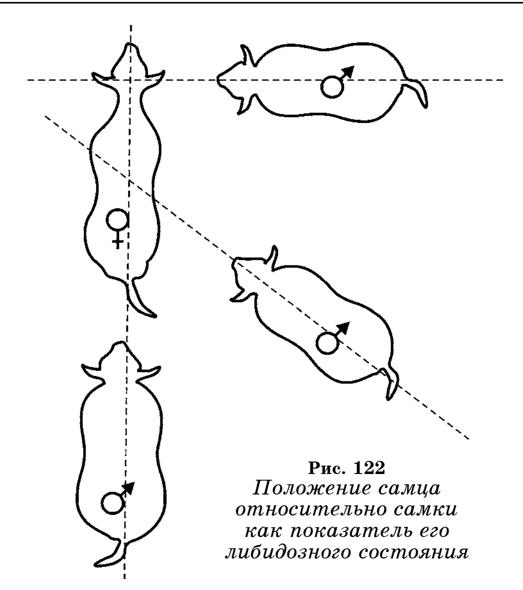


Рис. 122
Положение самца относительно самки как показатель его либидозного состояния

самку внимания, или подходит к ней под значительным углом сбоку, кладет голову на спину. Специалисты даже предлагают оценивать уровень импотентности самца по величине этого угла. Чем больше продольная линия его тела отклоняется от продольной линии самки, тем ниже половая мотивация самца. Предельно мотивированный самец становится в одну линию с самкой, подойдя к ней сзади (рис. 122).

Проявление данного алгоритма прекоитального поведения самца хорошо просматривается в промежутках между несколькими последовательными садками. После очередного коитуса у самца развивается утомление с соответствующим расположением относительно самки. По мере восстановления либидо самец смещается, постепенно уменьшая угол продольной оси своего тела относительно оси тела самки. А при полной готовности к коитусу самец становится в одну линию с самкой и следует за ней.

САДКА

Наиболее ярким и внешне заметным компонентом полового поведения является *садка самца на самку*, что можно рассматривать как проявление «обнимательного» рефлекса. В основе садки и коитуса лежат разные нейрофизиологические и этологические причины. У некоторых видов животных имеет место взаимные садки, т. е. садки самца на самку, самки на самца и одной самки на другую самку. Эта картина типична для крупного рогатого скота. В стаде коров в случае появления у одной из соплеменниц течки можно наблюдать садки среди самок даже в присутствии самца. Характерны садки самок и в однополых группах домашних свиней. Иногда такую же картину наблюдают в табуне кобыл. Но для лошадей эта форма поведения самок скорее редкое исключение, чем правило. Совсем не встречаются садки самок среди домашних овец.

Садка самки на самца и самки на самку является проявлением инверсии полового поведения. Оно имеет различный уровень выраженности у животных разных видов. В основе инверсии полового поведения лежат генетически детерминированные программы полового поведения обоих полов. Корни данного явления уходят ко временам раннего филогенеза и широкого распространения гермафродитизма. С тех пор у большинства высших позвоночных сформировался хромосомный половой детерминизм. Однако программы полового поведения обоих полов у отдельных индивидуумов еще не утрачены окончательно.

Как отмечалось ранее, садку быка, барана и хряка провоцируют довольно простые стимулы. Поэтому легко приучить этих самцов делать садку на чучело. У таких видов животных, как домашняя кошка, собака, домашние птицы, пусковые механизмы садки самца на самку сложнее, поскольку основываются не только на зрительном восприятии потенциального полового партнера.

Самцы одного вида, как правило, хорошо распознают самок своего вида и делают садку только на них. Однако есть и некоторые исключения их этого общебиологического правила. Но они относятся к генетически близким видам животных.

Например, жеребец с высокой половой доминантой идет на контакт с ослицей.

В свою очередь, возбужденный осел делает садку на кобылу в состоянии эструса. В результате таких спариваний появляются межвидовые гибриды домашней лошади и осла — мул и лошак.

В определенных обстоятельствах происходят спаривания между дикими волками и домашними собаками. Обыкновенно, при наличии достаточного количества половых партнеров, волки воспринимают домашних собак только как объект охоты.

В смешанных стадах овец и коз иногда также наблюдают межвидовые спаривания, которые не сопровождаются развитием беременности ни у коз, ни у овец.

При изолированном выращивании у самцов разных видов проявляются половые рефлексы в присутствии самок подходящих размеров, но других видов. Так, быки делают садку на кобыл, а жеребцы — на телок. Как правило, такие отношения развиваются между животными, которые с раннего возраста содержались вместе, но в изоляции от других представителей своего вида. В основе таких извращенных действий самцов, как уже отмечалось выше, лежит явление полового импринтинга, неспособность взрослого самца распознать самку своего вида.

Ложные (пробные) садки обычны в процедуре ухаживания самца за самкой. Однако садка при ухаживании не сопровождается обнимательным рефлексом, т. е. сжиманием тела самки передними конечностями. При ложной садке у самца не происходит эрекции полового члена в полном объеме и половой член не выдвигается из препуциального мешка.

Анализ ложной и настоящей садки показывает, что сама садка и коитус (введение полового члена самца в половые пути самки) имеют раздельные нервные механизмы регуляции, т. е. являются самостоятельными рефлексами. Ложные садки в качестве облигатных компонентов полового поведения наблюдаются у жеребцов, баранов и козлов. Коневоды считают, что плодотворная садка у лошадей осуществляется только после 2–4 ложных.

Статистика коневодческой практики говорит о том, что с возрастом жеребцы совершают результативную садку все быстрее и быстрее. Однако даже старые производители, как правило, эффективную садку предваряют двумя пробными. Наблюдение за половым поведением слепых жеребцов показало, что они делают результативную садку только после «плечевого» контакта с кобылой.

Анализ садки жеребцов на чучело свидетельствует о том, что молодые неопытные жеребцы делают садку быстрее, если им закрыть глаза. Однако когда жеребец видит чучело (и особенно чучело, помеченное мочой кобылы в состоянии эструса), он затрачивает больше времени на садку. Все это подчеркивает стимулирующее влияние одорального раздражителя и необлигатный характер зрительного стимула в развитии садки жеребца на кобылу.

У быков более продолжительная процедура садки, и она в большей степени зависит от внешних стимулов, но с завязанными глазами быки быстрее делают садку на корову.

КОИТУС

В случае половой рецептивности самки и успешной садки у самца рефлекторно происходит кровенаполнение пещеристых тел пениса (*эрекция*) и введение полового члена в половые пути самки (*интромиссия*). Эрекция полового члена у жеребца требует больше времени, чем эрекция у быка. Возможно, что ложные садки способствуют именно кровенаполнению полового члена жеребца. У быков, баранов и козлов эрекция пениса происходит быстро и сопрягается с его введением во влагалище самки (собственно коитусом). При интромиссии головка пениса соприкасается с половыми губами самки, что приводит к раздражению чувствительных нервных окончаний пениса. В результате

кровенаполнение пещеристых тел полового члена самца еще больше усиливается и облегчается его введение во влагалище. В свою очередь, раздражение чувствительных нервных окончаний влагалища со стороны пениса усиливает реакцию замирания самки, повышает тонус гладких мышц влагалища и матки, приводит к развитию волны перистальтических движений половых путей, что обеспечивает эффект насасывания препуциальной жидкости и спермы после семяизвержения в матку, ее рога и яйцеводы.

У жвачных животных самец совершает разовую интромиссию (введение полового члена во влагалище самки), которая завершается мощным толчком с эякуляцией. Коитус у быка занимает всего несколько секунд. После завершения эякуляции самец медленно сползает с самки.

У жеребца коитус более продолжителен по времени, чем у жвачных животных, и занимает не менее одной минуты. В процессе интромиссии жеребец совершает несколько ритмичных движений тазом и соответственно пенисом (фрикций). После эякуляции партнеры некоторое время остаются неподвижными, испытывая при этом обоюдное удовольствие и явное утомление. После этого жеребец сползает с кобылы, постепенно извлекая пенис из половых путей самки.

У собак коитус имеет видотипичное проявление. При садке кобель плотно обнимает самку передними конечностями и совершает продолжительную серию частых фрикций в течение 30–90 секунд. После мощного толчка с эякуляцией у половых партнеров развивается «замок». Половой член самца защемляется мощными сокращениями кольцевых мышц влагалища самки. Самец сползает с самки, но половой член кобеля еще некоторое время будет удерживаться мышцами влагалища суки. В таком положении животные остаются в течение 3–15 минут.

Обнимательный рефлекс (сдавливание самцом самки с боков при помощи передних конечностей) и сама садка являются облигатным компонентом в развитии коитуса. Степень сдавливания коровы передними конечностями нарастает по мере развития интромиссии и возникновения эякуляции у быка. Сильное сдавливание самки передними конечностями самца при коитусе имеет место и у домашних овец. Интересно заметить, что у нестриженных овец с густой хорошо развитой шерстью давление самца на самку при спаривании проявляется слабо. Исследования показали, что эффективность спаривания у овец после стрижки выше, чем у обросших нестриженных животных. Это наблюдение дает основания считать обнимательный рефлекс с элементами сдавливания самки при садке самца облигатным компонентом коитальной активности животных вообще.

У свиней коитус специфичен. После садки и интромиссии хряк совершает многократные фрикции, во время которых его половой член выполняет еще и вращательные движения относительно продольной оси и выдвигается по направлению к шейке матки самки. На это уходит несколько минут. Эякуляция у хряка начинается лишь тогда, когда спиралевидная головка пениса хряка попадает в плотно сомкнутые складки шейки матки. Давление мышц шейки матки на головку пениса провоцирует семяизвержение. При этом фрикции пениса и толчки тазом у хряка приостанавливаются.

Хряк по мере развития коитуса усиливает обнимательные действия своими передними конечностями. Но в случае с хорошо развитой и упитанной свиноматкой эти действия самца остаются незаметными. Движения хряка короткими передними конечностями в случае с крупной свиноматкой больше напоминают «топтание» на месте (на спине), чем обнимание. Однако в других ситуациях наличие обнимательного поведения самца с элементом сдавливания самки очевидно. При садке крупного хряка на молодую свин-

ку хорошо видно, что самец сдавливает ее тело настолько плотно, что самка теряет равновесие и падает. По этой причине спаривание крупных хряков с мелкими свиноматками зачастую становится невозможным.

При спаривании кошек самец не только совершает обнимательные действия передними лапами, но и захватывает зубами кожу самки в области холки и шеи. Не исключено, что при этом самец наносит болевые раздражения самке. Коитус у кошек занимает несколько десятков секунд и включает множественные фрикции пениса. Пенис кота имеет роговые выросты, что придает ему форму своеобразного ершика. Такое строение пениса кота обеспечивает надежное раздражение рецепторного аппарата влагалища и, как следствие, сильнейшее половое возбуждение самки. Самка в процессе коитуса издает резкие звуки. Вероятно, кошка в процессе коитуса испытывает оргазм, что необходимо для последующей овуляции. Как упоминалось выше, у кошек овуляция является процессом произвольным. Овуляция провоцируется сильным нервным возбуждением самки и, возможно, болевыми ощущениями, возникающими в результате захвата кожи зубами кота и фрикциями жесткого пениса с выростами.

«Топтание» является важным элементом полового поведения у птиц. У кур петух перед садкой совершает специфические «вальсирующие» движения. Вальсируя, петух обходит вокруг курицы и наклоняет тело на одну сторону. При этом он распускает крыло, ударяя им по земле. При свободном выгуле петух довольно часто «топчет» курицу после ее преследования или «вальсирования» вокруг нее. Топтание следует также за реакцией припадания курицы к земле. При наличии в стаде нескольких петухов доминантного самца провоцирует на «топтание» застигнутый за этим занятием субдоминант. У птиц имеет место индивидуальная избирательность половых партнеров.

У домашних уток спаривание происходит как на суше, так и на воде. При спаривании уток один из самцов может ассистировать другому. Выглядит эта помощь следующим образом. В момент, когда один из селезеней взбирается утке на спину, другой самец захватывает шею самки клювом и придавливает ее голову к земле, облегчая садку первому селезню.

Коитус как физиологический процесс регулируется нервной и гуморальной системами. Нервная регуляция коитального процесса имеет сложную природу. В регуляции этого явления принимают участие как структуры головного мозга (включая кору), так и центры спинного мозга. Как уже говорилось, либидозное состояние самца находится под влиянием и внутренних (гормональных), и внешних условнорефлекторных факторов. Ведущую роль в формировании либидо играет передний гипоталамус и преоптическая зона гипоталамуса. После их экспериментального разрушения у кроликов, кошек, морских свинок и других животных половое поведение пропадает. В то же время имплантирование кастратам в преоптическую область гипоталамуса таблеток тестостерона восстанавливало весь комплекс полового поведения самцов, включая коитальный этап. Имплантирование в преоптическую зону гипоталамуса стерилизованных самок эстрогенов приводило к активизации стереотипов поведения, характерных для самок в состоянии эструса.

Однако не менее важная роль в регуляции полового поведения отведена и центрам спинного мозга, особенно на завершающем этапе половых отношений животных. Эрекция полового члена возникает под влиянием возбуждения полового центра крестцово-поясничной зоны спинного мозга. Эфферентное стимулирующее влияние половой член получает по *парасимпатическим нервам* от спинальных крестцовых корешков. При этом запускается сосудистая реакция, превращающая внутрипещеристое пространство из системы

с небольшим объемом и низким давлением в систему большого объема с высоким давлением крови (до 60–100 мм рт. ст.).

В результате сосудодвигательных реакций, происходящих в пенисе, половой орган самца увеличивается в объеме, становится жестким, что существенно облегчает его проникновение через отекшие и увлажненные густой слизью наружные половые губы самки. Увеличившаяся в размерах головка пениса с невысоким давлением внутри нее действует в качестве функционального амортизатора, предотвращающего болевые ощущения и повреждения в принимающих пенис половых путях самки. Введение во влагалище полового члена и его фрикции вызывают раздражение механорецепторов головки пениса, что приводит к дальнейшему нарастанию возбуждения половых центров и — в завершении коитуса — к эякуляции и оргазму.

Эякуляция происходит под влиянием *симпатического отдела* вегетативной нервной системы с центрами в поясничном отделе спинного мозга. Эфферентный путь рефлекса семяизвержения проходит через симпатический узел по нервам тазового сплетения ко всем органам таза, включая придаточные половые железы и гладкомышечные образования в составе придатка семенника, ампулообразных расширений семявыносящих протоков.

В эякуляции выделяют два этапа. На первом этапе происходит сокращение гладких мышц добавочных органов — выносящих сосудов семенников, придатков семенников, семенного протока, семенных пузырьков и предстательной железы. В результате мочеиспускательный канал пениса самца заполняют секреты придаточных половых желез. На этом фоне запирается внутренний сфинктер мочевого пузыря, что исключает попадание мочи в состав спермы и спермы в мочевой пузырь.

На втором этапе отмечается расслабление наружного сфинктера мочевого пузыря и ритмичные перистальтические сокращения гладкой мускулатуры семявыносящих протоков. В результате давление спермы возрастает настолько, что она выбрасывается из полового члена самца на расстояние 30–60 см. После выброса спермы из мочеполового канала возбуждение половых центров самца резко падает. Эфферентный поток к половым органам самца как со стороны парасимпатических, так и симпатических волокон резко сокращается и развивается фаза детумесцепции[88].

При интромиссии происходит выброс больших количеств гормона окситоцина из задней доли гипофиза. Концентрация этого гормона в крови быков остается высокой начиная с момента эрекции полового члена и заканчивая семяизвержением. У быков после пятикратной эякуляции в крови окситоцин не обнаруживается. Чрезвычайно низка его концентрация и у самцов в отсутствие либидозного состояния.

В момент эякуляции у быков регистрируют пиковые значения психо-гальванического кожного рефлекса. Этот рефлекс используется в качестве объективного критерия психоэмоционального возбуждения животных. Психо-гальванический кожный рефлекс животных и соответствующее психическое состояние предельного утомления после коитуса служат основанием для того, чтобы констатировать у животных при коитусе с эякуляцией состояние, близкое к оргазму человека.

Эмоциональное сопровождение коитуса у таких животных, как высшие приматы и свиньи, не оставляет сомнений в наличии оргазма у животных и других видов. Именно оргазм является средством удовлетворения сексуальной потребности животных. В момент оргазма частота сердечных сокращений и частота дыхания как у самца, так и у самки увеличиваются в 2–3 раза. При этом на 50–80 мм рт. ст. повышается артериальное давление.

[88] Детумесцепция — процесс быстрого развития ригидности полового члена с уменьшением его объема и медленного восстановления объема и давления крови в пещеристых телах.

После результативного коитуса наступает разрешающая фаза полового возбуждения — электрическая активность половых центров резко падает.

Оргазм самцов ограничивается несколькими секундами.

Биологическое значение оргазма самок остается неясным. Овуляция и оплодотворение не имеют прямой связи с оргазмом. Овуляция и оргазм самок не синхронизированы. Оргазм самок выглядит как многократно повторяющийся процесс. Как эмоциональное состояние он развивается под влиянием раздражения пенисом рецепторов передней трети влагалища у самок, относящихся к группе животных с влагалищным типом осеменения, и под влиянием раздражения шейки матки у животных с маточным типом осеменения (кобыла, свинья). При полноценном коитусе в момент эякуляции у самок регистрируются судорожные сокращения мышц влагалища, которые, вероятно, совпадают с оргазменными ощущениями самки. В процессе одного полового акта оргазм у самки может наступать многократно. Исследования показали, что половое возбуждение и коитальная рецептивность самок разобщены во времени. Только после того, как половое возбуждение достигает определенного уровня, а именно становится непреодолимым, самка демонстрирует коитальную рецептивность. Оргазм, клиническим выражением которого являются сладострастные судорожные сокращения мышц влагалища, возникает вследствие того, что гипоталамус достигает некоего критического уровня возбуждения и приводит к выбросу через гипофиз в кровь большой дозы гормона окситоцина. Однако остается неясным, что у самок первично — эмоция сладострастия или сокращения влагалища.

Оргазм у самки не вызывает такого сильного торможения полового возбуждения, как у самцов. Доказательством этому служат практические наблюдения за поведением самок при спаривании. Так, овцематка в состоянии эструса проявляет коитальную рецептивность по отношению к нескольким самцам подряд на протяжении очень короткого времени. После последовательного спаривания с несколькими самцами самка не выглядит такой опустошенной, как каждый из этих самцов при однократном коитусе.

Определенно, часть самок вообще не испытывает оргазм. Очевидно и то, что молодые самки испытывают болезненные ощущения при первом половом акте, о чем свидетельствует соответствующая вокализация. Оргазменные ощущения у самок появляются в более зрелом возрасте. Отсутствие оргазма у самок не исключает успешного оплодотворения. Это наглядно подтверждает практика искусственного осеменения, получившая широкое распространение в современном животноводстве. Процедура искусственного осеменения, как правило, представляет для самки стрессовую ситуацию, поскольку предполагает поимку животного, физическое ограничение движений, а зачастую и болезненные манипуляции в половых путях. Искусственное осеменение, как минимум, неприятно, а то и вовсе болезненно, т. е. процедура искусственного введения спермы в половые пути коров, свиноматок, кобыл и других животных определенно сопровождается торможением полового возбуждения, не способствует перевозбуждению гипоталамуса, выбросу окситоцина и развитию оргазменных сокращений влагалища. Однако результативность искусственного осеменения достаточно высока. Следовательно, овуляция у самок не имеет прямолинейной связи с половым возбуждением и оргазмом.

Таким образом, половое возбуждение самки, ее коитальная рецептивность, оргазменные ощущения и овуляция являются самостоятельными процессами с собственными нейрогуморальными регуляторными механизмами. Поэтому они могут быть разобщены во времени. Синхронизация этих процессов имеет место при естественном

половом поведении здоровых животных. Половое влечение с положительным подкреплением в форме оргазменных ощущений, характерное для зрелых самок, лежит в основе случаев инициации коитуса со стороны самки. Разобщенность оргазма самки и ее коитальной рецептивности выступает одной из причин промискуитетности полового поведения самок.

РЕФРАКТЕРНЫЙ ПЕРИОД

Рефрактерный период, наступающий после коитуса, отражает сексуальное, но не общее физическое истощение. Об этом наглядно свидетельствует тот факт, что при смене полового партнера даже самец довольно быстро восстанавливает либидозную активность. У домашних животных, равно как и диких, повторные спаривания с коротким перерывом обычны. Так, бык, когда его выпускают после изоляции к текущей корове, совершает подряд 5–6 коитусов с эякуляцией. Жеребец может совершить до 10 садок подряд с короткими интервалами. Хряки за сутки совершают до 10 садок. В специальном тесте каждый из трех хряков, запущенных в стадо из девяти свиноматок с признаками эструса, за 25-часовой период совершили по восемь результативных садок. По сообщению J. O. Almquist и E. B. Hale (1956), в 5-часовом тесте на половое истощение бык произвел 75 эякуляций. Однако самой большой половой выносливостью все-таки обладают бараны. Подсчитано, что в больших отарах с большим количеством самок в состоянии эструса баран-производитель на протяжении нескольких месяцев сохраняет высокую половую активность и совершает в среднем около 45 коитусов в неделю.

У собак после «замка» развивается рефрактерный период, в процессе которого и самец, и самка в течение 10–15 минут тщательно вылизывают свои половые органы. Как правило, после восстановления сука «вяжется» с другим самцом. Продолжительность рефрактерного периода кобеля значительно дольше по сравнению с продолжительностью рефрактерного периода самки. Эти половые различия обеспечивают участие в половом процессе нескольким самцам.

Коитальная рецептивность самок как общебиологическое явление изучена в меньшей мере по сравнению с половой активностью самцов. В литературе указывается, что при свободном содержании ярки и овцематки позволяют баранам делать садку не более 6 раз за весь период половой охоты. Примерно такие же цифры приводятся и для коров.

Исследователи полового поведения домашних животных отмечают, что при раздельнополом содержании животных в течение года и объединения самцов и самок в половой сезон животные склонны образовывать временные «семейные» пары. Быки после первого удачного коитуса остаются в непосредственной близости от самки до конца ее эструса. В этом случае животные занимают «параллельное или оппозитное» положение относительно друг друга.

На лошадях показано, что пара образуется после того, как кобыла подставит жеребцу свой зад и произведет демонстративное мочеиспускание. После этого следует ритуал покусывания жеребцом кобылы и лягание кобылой жеребца. У лошадей показателем образования брачной пары является положение партнеров, при котором они стоят нос к носу.

ГЛАВА 15

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В АССОЦИАЦИЯХ НЕОНАТАЛЬНОГО ПЕРИОДА

Половое размножение предполагает формирование ассоциаций взрослых самцов и самок. Ассоциации животных неонатального периода выделяются из общего ряда не только количеством особей. В ассоциациях неонатального периода появляется дополнительный член — неонатант (плод, новорожденный), который существенным образом меняет поведение взрослых животных. Отношения между членами ассоциаций неонатального периода сложны и весьма специфичны.

15.1. СТРУКТУРА АССОЦИАЦИЙ НЕОНАТАЛЬНОГО ПЕРИОДА

В неонатальный (т. е. околородовый) период возможно образование ассоциаций животных следующего состава:

- самка + самец (родители);
- самка (мать) + детеныш;
- самка (мать) + самец (отец) + детеныш;
- самка (мать) + детеныш + родственники (отец, тетки, сестры, братья и пр.).

Биологический смысл воспроизводства заключается, как минимум, в гомеостатировании популяции и вида в целом. А как максимум — в расширении присутствия представителей вида как можно в большем количестве биотопов. Биологическим оправданием ассоциирования животных в неонатальный период является воспроизводительный фитнес.

Поэтому *стратегические цели поведения самцов и самок совпадают*. И самцы, и самки стремятся за свою индивидуальную жизнь произвести на свет как можно больше потомков. При наличии большого количества потомков возрастает вероятность появления в популяции новых признаков, обеспечивающих виду возможность более адекватной адаптации к постоянно меняющейся среде обитания.

У животных промискуитетного типа стратегические цели полового поведения самцов и самок совпадают с их тактическими задачами. Наиболее ярко промискуитет проявляется у рыб. У большинства видов рыб половые контакты самцов и самок во время нереста хаотичны. Одна и та же самка нерестится с разными самцами. В то же время один и тот же самец поливает молоками икру нескольких самок.

Промискуитет имеет место и у животных в пределах других систематических групп, включая класс млекопитающих. Недостатки и преимущества воспроизводства на основе промискуитетных отношений полов очевидны. Преимущества заключаются в том, что возникает вероятность расширения генетического разнообразия потомства за счет хаотичных половых контактов при размножении. Недостатком же таких отношений полов служит отсутствие

всякой заботы о потомстве (низшие позвоночные) или взваливание груза обязанностей по выращиванию потомства исключительно на самку. В последнем случае самка надолго (срок беременности + период выращивания потомства) выбывает из процесса воспроизводства, в то время как самец продолжает распространять свое генетическое влияние, вступая в это время в половые отношения с другими самками. Кроме того, промискуитетные отношения благоприятствуют близкородственным половым связям.

В условиях моногамных половых отношений поведенческая тактика самцов и самок различается. Самка стремится переложить часть усилий по воспитанию своего потомства на самца с тем, чтобы высвободить необходимые ресурсы (время, энергию) и запустить следующий репродуктивный цикл. Самец же стремится уклониться от забот, связанных с воспитанием потомства, и расширить свое генетическое влияние за счет спаривания с другими самками, т. е. для расширения своего генетического присутствия в популяции. Самка заинтересована в удержании самца в семье. Самец же стремится вырваться из семьи, которая фактически ограничивает его влияние на генетический пул популяции.

В семейных ассоциациях самка предпринимает различные меры по удержанию самца. Так, на стадии ухаживания она затягивает процесс половых отношений, отодвигая по времени свою коитальную рецептивность. Самец же стремится сократить период ухаживания, бесполезный для него с точки зрения расширения своего генетического влияния. Однако он вынужден оставаться с самкой и ждать момента, когда она будет готова к спариванию.

В этой ситуации поиски других самок этим самцом не будут иметь успеха, поскольку в пределах популяции все самки данного вида будут находиться примерно в одинаковом состоянии готовности к спариванию. Более того, другие самки, вероятнее всего, будут в компании других самцов, что еще больше сокращает вероятность успеха самца-пришельца. К тому же, покинув «свою» самку, самец рискует потерять влияние и на нее. В его отсутствие самка может вступить в половую связь с другими самцами. Следовательно, в период ухаживания самец не имеет выбора. Он вынужден оставаться в компании самки и терпеливо дожидаться коитальной рецептивности своей избранницы.

Самка в период ухаживания решает свою тактическую задачу. Она выбирает отца своих детей. Поскольку в процессе ухаживания за самкой всегда участвует несколько самцов, очевидно, что выбор самки упадет на наиболее настойчивого, терпеливого и физически более сильного претендента.

Своеобразный механизм удержания самца в семье сформировался у человекообразных обезьян. У этой группы приматов и у некоторых нечеловекообразных обезьян половой цикл самок в процессе эволюции претерпел изменения и превратился в менструальный цикл. Характерной особенностью менструального цикла является отсутствие связи коитальной рецептивности самки (половой охоты) с процессом овуляции. Поэтому самки человекообразных обезьян спариваются с самцом на протяжении всего полового цикла. Более того, коитальную рецептивность самки человекообразных обезьян демонстрируют и при наступлении беременности. Фактически самки этих животных не совершают половых актов лишь в конце беременности и во время лактации, т. е. они доступны для самца большую часть года. Следовательно, самец имеет мотивировку не покидать самку (семью) длительное время. Очевидно, что в противостоянии полов менструальный цикл самки гарантирует ей выигрыш и представляется эффективным механизмом образования семейных ассоциаций.

Наблюдения за поведением горилл и некоторых других животных, формирующих долгосрочные семейные группы, показали, что коитальная рецептивность самок имеет принципиально важное значение для удержания самца в семье и его привлечения к процессу воспитания потомства. Причем *именно коитальная привлекательность самки является системообразующим фактором формирования семьи.* Детеныши зачастую такую роль не выполняют. У тех же горилл при ограниченном количестве самок в гареме или их коитальной ригидности в связи с поздними сроками беременности, родами и лактацией самец может убить собственных детей. При этом лактация самок прерывается, у них восстанавливается половая цикличность и развивается коитальная рецептивность.

Самец с сильной половой доминантой и возникшей на основе сексуальной неудовлетворенности фрустрацией может нанести физические травмы беременным самкам собственного гарема. Такими действиями он прерывает беременность самок — провоцирует у них аборты и восстанавливает их коитальную рецептивность.

В семейных ассоциациях с менструальным половым циклом самок, в общем случае, *самцу не выгодно покидать семью в поисках других самок.* Во-первых, при соотношении полов 1:1 вероятнее всего соседние самки окажутся занятыми и будут опекаться другими самцами. Следовательно, половая стратегия самца из моногамной ассоциации «на стороне» не имеет очевидного успеха. Скорее всего, «на стороне» он получит резкий отпор. Во-вторых, в отсутствие самца самка (или самки) его семейной ассоциации могут вступить в половую связь с другими самцами. В этом случае «хозяин» также не получит выигрыш в плане распространения своего генетического влияния.

Единственный биологически оправданный вариант распространения своего генетического потенциала в условиях моногамии самец получает при создании гарема, что и находит широкое распространение в природе. Самец-хозяин зачастую наведывается в соседние семейные группы, но не для спаривания с самками, а с целью похищения молодых самок и самок-детенышей. Эти молодые самки, как правило, принимаются в состав новой семьи, где их особо опекает самец-вожак. При достижении необходимого возраста эти самки становятся его половыми партнерами. Такой вариант расширения семейной группы биологически оправдан. Появление в семье неродственных самок расширяет генетическое разнообразие ассоциации данного типа и популяции в целом.

Моногамия не дает абсолютной гарантии успеха воспроизводства. Но очевидно, что *участие двух родителей в воспитании потомства позволяет экономить биологические ресурсы за счет резкого снижения плодовитости животных и повышения выживаемости потомства.* Наличие родительской опеки позволяет отказаться от высокозатратной стратегии многоплодности, при которой огромные ресурсы расходуются самцом и самкой на производство половых продуктов, половую активность. Однако выживаемость потомства в условиях промискуитета составляет мизерную величину. Например, выживаемость молоди луны-рыбы, выметывающей свыше миллиарда икринок, не превышает сотых долей процента. Выживаемость молоди такого вида рыб, как тиляпия, на несколько порядков выше. Но для тиляпий характерны паттерны родительского поведения. Икру вынашивает в ротовой полости один из родителей. Он же обеспечивает защиту молоди до тех пор, пока мальки не становятся способными к самостоятельному добыванию пищи и самозащите от врагов. В общем случае в моногамных семьях самец более активно заботится о потомстве.

Эволюция апробировала моногамный тип половых отношений во всех классах

позвоночных животных. Однако наиболее широко моногамия распространилась в классе птиц и в классе млекопитающих. В пределах этих классов можно найти примеры разной степени участия отца и матери в воспитании потомства — от полного уклонения самца от процесса воспитания потомства до паритетного участия в этом процессе обоих родителей и полного устранения от процесса выращивания потомства матери. Например, у обезьян мармозеток и львиных игрунок самец носит на себе детенышей (обыкновенно двойню) и возвращает их матери только на время кормления молоком. Основная тяжесть заботы о потомстве ложится на самца и у обезьян тити.

У многих видов птиц в насиживании яиц принимают участие оба родителя (голуби, страусы, перепела). У страуса нанду процесс инкубации яиц обеспечивает один самец.

Нельзя считать, что участие самца в ухаживании за своим потомством является поздним приобретением эволюции. Очевидно, что эволюция опробовала оба типа заботы о потомстве на ранних этапах развития животного мира. Уже в пределах класса рыб можно найти достаточно примеров отцовской заботы. Здесь уместно вспомнить охрану гнезда и вентиляцию икры у колюшки и у судака, охрану икры и молоди у пиногора, цихлидовых рыб и др.

У ряда видов африканских тиляпий роль самки сводится только к выметыванию икры. Всю дальнейшую заботу о потомстве берет на себя самец. Он не только оплодотворяет икринки своими молоками, но и засасывает оплодотворенные икринки в свою большую пасть, где они проходят полный цикл инкубации вплоть до выклева личинок.

Однако и после выклева молоди самец еще долгое время заботится о потомстве. При малейшей опасности мальки скрываются в ротовой полости отца, где, кстати говоря, первое время они еще и питаются слизистыми выделениями, пока ни перейдут на активное питание планктоном.

И все-таки следует признать, что повышенное внимание отца к своему потомству и забота о нем в постнатальный период в природе не нашло широкого распространения. В подавляющем большинстве случаев роль матери в воспитании потомства выглядит более значимой, чем роль отца. Особенно наглядно это демонстрируют млекопитающие. Достаточно упомянуть о том, что только мать способна к лактации и, следовательно, только она гарантирует жизнь своему детенышу, по крайней мере в ранний постнатальный период. В полигамных системах роль отца сводится к охране территории, занимаемой семьей, иногда к добыванию пищи и воспитанию (научению) молодого поколения. Поэтому с этологической точки зрения первостепенный интерес в моногамных, а в полигамных ассоциациях тем более, представляет материнское поведение.

Родительский вклад в новое поколение начинается задолго до появления детеныша на свет. Фактически родительский ресурс начинает расходоваться с момента начала сперматогенеза и овогенеза. Уже на этом этапе он у разных особей неодинаков. Так, самцы производят разные количества сперматозоидов и расходуют разное количество времени и энергии при ухаживании за будущей матерью и при оплодотворении. Самки в процессе овогенеза также продуцируют половые продукты (яйцеклетки) разного качества. Гаметы могут иметь разные размеры и разные запасы питательных веществ.

Надо сказать, что помимо чисто физиологических процессов в пренатальный период родительский вклад в будущее поколение включает и поведенческие проявления с прямыми физическими затратами. Имеется в виду, что птицы и многие виды млекопитающих еще задолго до появления на свет потомства устраивают специальные места — гнезда, логова, норы. Зачастую эти сооружения имеют слож-

ную конструкцию. Будущие родители при их создании затрачивают много сил и времени. Так, свиноматка готовит гнездо для поросят в течение 10 часов (P. Jensen, 1993). Лисы выкапывают глубокие и разветвленные норы, которые обновляются, расширяются и усложняются ежегодно. Но даже в случаях, когда самка не устраивает специальных сооружений в пренатальный период, она затрачивает много энергии на подготовку к родам. По подсчетам P. Jensen, домашние свиньи при выгульном содержании незадолго до наступления родов ведут себя беспокойно, изолируются от своего стада, отыскивают укромное место, покрывая при этом расстояние от 5 до 10 км.

Конечно, перечисленные поведенческие проявления будущих родителей интравертны и не имеют социальной направленности. Родительские действия становятся социально ориентированными лишь после рождения детеныша и возникновения связи на основе специфических сигналов между детенышем и матерью (родителями).

Однако имеются доказательства и социальных взаимоотношений между матерью и детенышем еще до рождения последнего. Например, наседка обменивается звуковыми сигналами со своими будущими детьми в процессе инкубации яиц. Поэтому наседка безошибочно узнает своих цыплят сразу после их выклева. Высказываются предположения об использовании ультразвуковой коммуникации матери и плода у млекопитающих (грызунов, кошек, вторичноводных видов). Связи между новорожденным и матерью в постнатальный период набирают дополнительную силу в процессе обмена сигналами разной модальности: ольфакторных, вкусовых, тактильных, акустических, зрительных. Прочная связь между неонатантом и роженицей гарантированно устанавливается после вылизывания новорожденного матерью и первого сосания детеныша.

15.2. РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ И ПСИХИКИ ПЛОДА В ПРЕНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

На ранних этапах эмбриогенеза закладываются предпосылки психического отражения мира. Сам же процесс эмбриогенеза гарантирует неонатанту относительное постоянство среды независимо от того, происходит ли процесс внутриутробно или развитие оплодотворенного яйца осуществляется непосредственно во внешней среде. Здесь лишь можно отмечать разную степень обособленности эмбриона от внешней среды: у теплокровных плацентарных животных она максимальна. Собственно говоря, эмбриону нет необходимости отражать внешнюю среду, поскольку она (в идеале) комфортна и резко не меняется. Поэтому справедливо утверждение о том, что психика эмбриона — это вещь в себе. Она есть продукт саморазвития, а не следствие воздействия на организм плода среды обитания. Тем не менее по мере формирования органов у плода появляется необходимость установления и расширения связей со внешним миром. В этом процессе психика и выступает неким посредником между средой и организмом.

Несмотря на то, что роль среды в психическом развитии неонатанта очевидна, ее не следует преувеличивать. Существуют достаточно убедительные экспериментальные доказательства того, что развитие психики и поведения плода не прекращаются в случае его полной изоляции от среды обитания.

Значение эмбриогенеза для формирования психической деятельности состоит в том, чтобы подготовить морфофункциональную основу неонатанта для отражения мира после его рождения. В процессе пренатального развития формируются сенсорные, сенсомоторные системы и двигательный аппарат плода. Пренатальное развитие отмеченных систем жестко детерминировано наследственной

основой, что находит проявление в спонтанной двигательной активности эмбриона и плода. Эта активность незначительно, но все же корректируется внешней средой. И это служит основанием для того, чтобы говорить о существовании явления эмбрионального научения.

Изучение процесса эмбриогенеза у животных с разной эволюционной организацией показало, что движения эмбриона выступают универсальным явлением, свойственным как беспозвоночным, так и позвоночным животным.

Появление у эмбриона того или иного органа с мышцами обязательно сопровождается мышечными сокращениями. Эти сокращения мышц являются единицами будущих сложных поведенческих актов. В процессе эмбриогенеза мышечные сокращения эмбриона или плода еще не несут адаптивного предназначения во взаимоотношениях плода со внешней средой, как это имеет место в постнатальный период онтогенеза.

Однако любое правило имеет исключения. Например, у выводковых птиц птенцы перед выклевом должны иметь натренированные движения головы, шеи и клюва, чтобы в нужный момент разбить скорлупу яйца. Помимо этого, к моменту появления на свет птенец запечатлевает голос матери-наседки. Процесс звукового импринтинга протекает в последние дни эмбрионального развития птенца. Наседка при насиживании постоянно посылает звуковые сигналы, и эти сигналы воспринимаются эмбрионом, т. е. для куриного эмбриона характерно прямое психическое отражение по крайней мере некоторых элементов внешней среды обитания.

Следует отметить, что плодам млекопитающих не свойственна подобная психическая активность. Возможно, что вследствие укороченного эмбриогенеза (в сравнении с выводковыми птицами) детеныши млекопитающих (по крайней мере, незрелорождаемые) рождаются на более ранних стадиях онтогенетического развития, т. е. с неподготовленной морфофункциональной основой сенсомоторной системы.

Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. Оплодотворенная икра низших позвоночных является удобным объектом для изучения психического развития и поведения животных в пренатальный период онтогенеза. На эмбрионах рыб показано, что движение зачатков органов возникает в строгой последовательности по мере созревания нервных связей. Эти движения возникают спонтанно и имеют эндогенные причины. После формирования сенсорных систем (тактильной, зрительной) у эмбриона наблюдают движения, спровоцированные экзогенными факторами (механическое раздражение, свет). Эти движения имеют дифференцированный характер. Внешне они проявляются в форме подергивания отдельных частей тела, изгибания, вращения. В конце инкубации эмбрион демонстрирует «клевки». Клевки и изгибания тела способствуют выходу эмбриона из яйца в конце развития.

У земноводных животных в процессе эмбриогенеза отмечают аналогичные рыбам поведенческие проявления. Дополнительно у земноводных после формирования конечностей наблюдают гребковые движения. Вначале они совмещаются с генерализованными движениями всего тела. Эти сложные движения первоначально имеют эндогенные причины. Позже у эмбриона возникают координированные плавательные движения, характерные для свободно живущих головастиков.

В научной литературе подробно описано развитие двигательной активности эмбрионов хвостатых амфибий, например амбистомы. Задолго до вылупления эмбрионы совершают плавательные движения разной степени сложности. Вначале фиксируют изгибания тела в форме буквы «С», позже изгибы приобретают форму латинской буквы «S». На следующем этапе развития в плавательные движения вовлекаются конечности, причем все эти дви-

жения ритмичны и возникают вследствие внутренних причин.

Доподлинно известно, что сложные по биомеханике движения эмбриона амбистомы созревают без научения и даже тренировки. Исследователи выращивали эмбрионы амбистомы в анестезирующем растворе ацетонхлороформа. В условиях опыта эмбрионы были лишены возможности совершать локомоторные действия длительное время без торможения процессов роста и морфогенеза. После того, как икру переместили в нормальные условия, т. е. сняли действие ацетонхлороформа, эмбрионы восстановили двигательную активность. Причем характер их движений (ритм, последовательность, координация) не отличался от движений контрольных эмбрионов, не подвергавшихся воздействию анестетика и имевших возможность тренировать движения.

Эндогенное происхождение локомоторной активности эмбриона доказано и такими интересными опытами. У эмбриона саламандры пересаживали зачатки конечностей таким образом, что конечности оказывались повернутыми в обратную сторону. После выклева у молоди направленность движений была нарушена. Молодые ящерицы пятились назад от раздражителей, которые у контрольных животных вызывали положительную двигательную реакцию. Результаты опыта говорят о том, чтo эмбриональные движения конечностей не имеют адаптивного значения для плода.

Похожие опыты проводили и на лягушках. Эмбрионам хирургическим путем на 180° разворачивали зачатки глазных яблок. В результате оптокинетические реакции выклюнувшихся головастиков оказались смещенными назад.

Таким образом, у низших позвоночных движения эмбрионов обусловлены внутренними причинами. Они не имеют адаптивного значения и служат целям функционального созревания структур, обслуживающих поведение животного на более поздних этапах онтогенетического развития.

Птицы. Удобным объектом для изучения эмбрионального поведения птиц служат оплодотворенные куриные яйца. Период инкубации у кур при оптимальном температурном режиме занимает всего три недели. Изменения в двигательной активности эмбриона можно наблюдать невооруженным глазом. На второй день инкубации у зародыша появляется сердцебиение. На четвертый день у куриного эмбриона возникает спонтанная двигательная активность. На этом этапе развития движения генерализованного характера начинаются с головного конца и распространяются по эмбриону в каудальном направлении. По мере формирования отдельных частей тела у эмбриона можно заметить самостоятельные движения головы, хвоста, глазных яблок, конечностей.

Американский исследователь Цин Янг Куо еще в 1920-е гг. подробно изучил хронологию и закономерности развития поведения куриного эмбриона. Причем он экспериментально доказал значение влияния внешней среды на развитие эмбриональной двигательной активности. Ц. Я. Куо разработал оригинальные методики исследований. Он перемещал эмбрион внутри яйца, наносил раздражители на разные части эмбриона, устраивал прозрачные окошки в скорлупе, через которые вел наблюдения. Он показал, что первыми движениями были движения головы к груди. Через день голова начинает поворачиваться в стороны. А спустя 4 дня после появления первых движений у эмбриона обнаруживаются первые экстероцептивные рефлексы. Исследователь обнаружил, что у куриного эмбриона ритм открывания и закрывания клюва синхронизирован с ритмом сердечных сокращений. Однако спровоцировать движения клюва можно раздражением любой части эмбриона.

Наблюдая за развитием движений ног у куриного эмбриона, Ц. Я. Куо пришел к неожиданному выводу. Передвижение

цыплят и взрослых кур шагами (а не прыжками) предопределяется особенностями эмбриогенеза. У куриного эмбриона желточный мешок примерно с 11-го дня инкубации надвигается на брюшную сторону зародыша, чем сильно затрудняет движения ног. В результате ноги остаются в согнутом положении до конца развития. Причем одна нога располагается поверх другой. Однако верхняя нога имеет большую свободу движений по сравнению с ниже расположенной конечностью. Поэтому подвижность правой и левой ноги цыпленка к моменту выклева неодинакова. Цыпленок может переставлять ноги только по очереди. Вначале движение совершает более подготовленная нога.

По современным представлениям, движения куриного эмбриона вызваны спонтанной ритмической активностью нервных клеток спинного мозга. По мере созревания ЦНС движения эмбриона становятся все более и более сложными. Однако эту сложность (точность, последовательность, силу, координацию в целом) предопределяет уровень зрелости головного мозга. К моменту выклева цыпленок обладает способностью наносить сильные и целенаправленные удары клювом по скорлупе, что обеспечивает ее разрушение.

Млекопитающие. Современные представления об эмбриональном поведении млекопитающих не столь детализированы, как в случае с низшими позвоночными и птицами. Этому имеются объективные причины. Зародыш млекопитающих развивается в утробе матери, что усложняет изучение его поведения. Непосредственные визуальные наблюдения возможны лишь после извлечения эмбриона из утробы матери, что резко понижает объективность получаемых данных. Большинство экспериментальных результатов были получены на эмбрионах грызунов именно таким методом, т. е. за счет прерывания беременности.

При двухмесячной беременности у морских свинок первые движения эмбриона в виде подергивания мышц шейно-плечевого отдела регистрируют на 28-й день с момента оплодотворения. Позже возникают движения головы, глаз, конечностей. За неделю до рождения плод морской свинки демонстрирует рефлекторные ответы на механические раздражения разных участков тела.

Специалисты рассматривают плаценту как источник различных гуморальных стимулов (O_2 и CO_2, гормоны, питательные вещества). И эта точка зрения имеет экспериментальную доказательную базу. При воздействии на эмбрионы морской свинки женского пола гормоном тестостероном в поведении половозрелых самок преобладают элементы полового поведения самца. Возможны и изменения поведения самцов по женскому типу после аналогичных экспериментальных воздействий на эмбрион женскими стероидами. Следовательно, половые гормоны в эмбриогенезе оказывают влияние на формирование структур ЦНС, регулирующих сексуальное поведение взрослых животных. Как известно, плацента выступает продуцентом огромного количества стероидов.

Многие поведенческие проявления эмбриона млекопитающих проявляются «в готовом виде» после морфологического оформления соответствующих мышечных структур. Сюда относят сосательные движения плода в утробе матери, движения глазных яблок, движения конечностей и др. Эти движения созревают сами собой и не нуждаются в пренатальной тренировке.

Подобные готовые стереотипы пренатального поведения могут иметь и очень сложный характер. Так, новорожденный кенгуренок покидает матку самки на довольно ранней стадии эмбриогенеза. Его эмбриональное развитие завершается фактически в сумке матери. Несмотря на то что рождается кенгуренок чрезвычайно неразвитым, он самостоятельно перебирается в сумку матери, демонстрируя при этом уникальные двигательные способности и умение ориентироваться в незна-

комой среде. Его движения из половых путей самки по направлению к ее сумке осуществляются на основе отрицательного гидротаксиса. После выхода из родовых путей эмбрион, цепляясь за шерсть, направляется к сухому участку на теле матери, которым в данной ситуации является ее живот. Ноги, прихвостовая область у самки после разрыва плодных оболочек и отхода околоплодных вод становятся сырыми и служат отрицательными стимулами для плода кенгуру. Новорожденный отыскивает вход в сумку и самостоятельно проникает в нее. Затем он отыскивает сосок, присасывается к нему и надолго остается в сумке в таком положении.

Столь сложное поведение незрелого детеныша кенгуру имеет в своей основе генетически фиксированную программу действий. Удивительно то, что эта программа работает, несмотря на крайне слабо развитую нервную систему детеныша кенгуру. На этой стадии развития нервные структуры проявляют лишь спонтанную импульсную активность. Центральный аппарат движений у плода к этому времени еще не сформирован. Пока не поддается научному объяснению способность новорожденного кенгуренка демонстрировать отрицательный гидротаксис и распознавать шерсть на брюхе матери. Ведь до рождения у него не было возможности познакомиться с сухими объектами и шерстью. До разрыва плодных оболочек детеныш постоянно пребывал в жидкости и с твердыми объектами не соприкасался.

Роль матери и условий, в которых вынашивает плод беременная самка, убедительно показывают опыты на лабораторных крысах. Если в процессе развития беременности самок периодически подвергать стрессовым воздействиям, то у них рождаются пугливые и избыточно возбудимые детеныши. Состояние крысят не изменяется в лучшую сторону и в случае, если их выкармливает другая самка, не подвергавшаяся экспериментальным воздействиям.

Психическое отражение в эмбриональный период ограничивается процессами созревания ЦНС. Причем созревание нервной системы эмбриона происходит неравномерно. Выделяются критические периоды формирования и созревания отдельных структур ЦНС. Важно иметь в виду, что в эти критические периоды эмбриогенеза нервная система чувствительна к воздействию биологически активных веществ и факторов внешней среды.

Выдающийся отечественный эмбриолог П. Г. Светлов экспериментально доказал наличие и биологическое значение критических периодов в индивидуальном развитии организма. Он подробно изучил на грызунах два критических периода: первый, предшествующий имплантации зародыша в эндометрий, и второй, имплантационный период.

15.3. ПОВЕДЕНИЕ САМКИ В ПЕРИНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

В условиях неограниченной свободы самки большинства видов животных на период родов изолируются от своих соплеменников, отыскивают укромное место или устраивают специальное логово. Из-за скрытности самок в предродовой и родовой период поведение многих диких животных в природе остается до конца не изученным. Самки одомашненных видов также перед родами демонстрируют попытки уйти из-под наблюдения человека и своих соплеменников. Но из-за ограничения жизненного пространства они лишены этой возможности. Поэтому изученность родового поведения домашних животных значительно выше, чем диких, и поэтому на примере родов домашних животных мы проводим детализированный анализ поведения самок в наиболее ответственный момент их жизни, от которого зависит само существование популяции и всего вида.

Процесс родов не возникает внезапно. Он обозначает завершение внутриутробного развития нового организма. Родовой процесс выступает как логическое завершение беременности. Роды на фоне длительной беременности скоротечны, но, тем не менее, занимают достаточно большой промежуток времени. В родах малоплодных видов четко выделяются три периода, имеющие характер каскадного процесса. Эта периодичность относится к физиологическим, биохимическим и поведенческим изменениям организма самки в конце беременности.

Наиболее удачно всю совокупность физиологических и этологических явлений, связанных с родами, отражает латинский термин *perinatalis*, что в переводе означает «около родов». В русскоязычной научной литературе прижился термин — *перинатальный*. В латинском языке термин несет широкий смысл и одновременно объединяет такие понятия, как предродовой (пренатальный), родовой (натальный) и послеродовой (постнатальный).

ПОВЕДЕНИЕ САМКИ В ПРЕДРОДОВОЙ ПЕРИОД

Этот период важен не только с точки зрения физиологических изменений в организме самки. Роды не наступают внезапно. Перед родами у самки развиваются изменения, которые называют предвестниками. Изменения в организме самки перед началом родового процесса имеют яркие внешние проявления и касаются как морфофункциональной сферы, так и поведения самки. Предвестники родов должны быть хорошо известны обслуживающему роженицу персоналу, для того чтобы подготовиться к приему новорожденного и, при необходимости, оказать роженице необходимую доврачебную помощь.

Пренатальный период охватывает временной промежуток с последних моментов плодоношения до первых признаков родов как процесса изгнания плода из матки. В это время в организме самки происходят быстрая перестройка, затрагивающая прежде всего эндокринную систему. Организм самки переходит из достаточно спокойного состояния, характерного для течения беременности, на уровень динамичных процессов, приводящих к изгнанию плода и обеспечивающих потребности новорожденного. В предродовой период поведение самки не претерпевает резких изменений. Она сохраняет материнскую опеку детенышей прошлого года или предыдущего помета до начала родов. Однако наступает момент, когда самке необходимо уединиться. При этом она прекращает отношения не только с соплеменниками, но и со своими повзрослевшими детьми. Самки многих видов для этих целей выбирают труднодоступные места, где вероятность того, что их кто-то потревожит, минимальна. У стадных видов роженица на 1–2 часа покидает своих соплеменников, а затем возвращается в стадо вместе с новорожденным. У жвачных животных самка на время родов просто отстает от группы.

По данным В. И. Комлацкого (2005)[89], при свободновыгульном содержании супоросные свиноматки перед опоросом покидают стадо и могут преодолеть расстояние до 6,5 км в поисках подходящего места для опороса. Матка с поросятами остается в гнезде или около гнезда в течение 9 дней и лишь после этого возвращается в стадо.

В условиях тесных животноводческих помещений самки не могут выполнить все поведенческие стереотипы предродового периода, что едва ли можно считать полезным с точки зрения физиологии и благополучия животных. Если при свободном выгуле свинья за несколько дней до родов ищет укромное место и устраивает в нем специальное гнездо из травы, то в тесном станке стандартного свинарника супоросная свинья не демонстрирует никаких особых поведенческих изменений в пренатальный период. В последние 3 дня супорос-

[89] *Комлацкий В. И.* Этология свиней. СПб., 2005.

ности свинья ест и преимущественно лежит или спит. За 24 часа до родов самка начинает проявлять некоторое беспокойство. Она периодически встает на ноги, чередует положение лежа со стоянием, часто переворачивается с одного бока на другой.

По мере приближения родов частота перемены позы нарастает и достигает нескольких минут. Ближе к моменту родов самка приступает к устройству гнезда: она рылом и передними конечностями сгребает подстилочный материал в кучу, при необходимости измельчает его зубами. На этом фоне роженица издает прерывистое похрюкивание, скрипит зубами. У самки развивается физиологическая одышка, тахикардия. При усилении схваток и потуг свинья тяжело стонет и повизгивает.

В ряде случаев свиноматка принимается за уборку места, которое она избрала для родов. Она может стаскивать подстилку издалека или поедать слишком длинную траву. При свободном выгуле свинья может несколько раз поменять место предполагаемого опороса. Отдельные роженицы строят своеобразное логово в кустах или в бурьяне из растительных материалов. При этом ложе формируется из сухой листвы или из измельченной травы, соломы. На создание свода логова идут более длинные и жесткие стебли растений.

Изменения в поведении в последние 24 часа беременности характерны для самок всех видов домашних животных (см. табл. 21).

Общими для всех видов животных предвестниками родов прежде всего выступает беспокойство самки, выражающееся в смене позы и дислокации, частота которых быстро нарастает. В отсутствие подстилочного материала у самок проявляется инстинкт гнездостроительства в виде фантомных действий. А при наличии подстилочного материала самка начинает им манипулировать, устраивая настоящее ложе или гнездо. По этим признакам можно довольно точно предсказать время наступления родов у большинства самок домашних животных и подготовиться к оказанию помощи роженице в случае необходимости.

У стельных коров изменения в поведении возникают и за несколько дней, и за несколько часов до отела. Многие коровы перед отелом вылизывают себе бока, совершают резкие взмахи хвостом. У коров молочных пород изменения поведения предродового периода начинаются очень рано. По данным A. F. Fraser и D. M. Broom (1997), у отдельных коров еще за месяц-полтора до родов появляется повышенная агрессивность по отношению к другим животным.

Глубокостельная корова и сама может быть объектом агрессивных действий со стороны других коров. Возможно, что такая этологическая особенность является следствием того, что глубокая стельность создает большую нагрузку на организм животного. Корова теряет физическую возможность защищаться и удерживать свою былую социальную позицию в стаде. Пользуясь физической слабостью глубокостельной коровы, другие особи в группе силой занимают ту иерархическую позицию, которая принадлежала потенциальной роженице на более ранних этапах ее беременности. Такая корова вынуждена отделиться от стада и готовиться к отелу. Поэтому агрессивные действия других членов стада по отношению к глубокостельной корове в данном случае не лишены биологического смысла.

Примерно за две недели до отела корова прекращает участвовать в социальной жизни стада — толканиях и боданиях со своими соплеменницами. К кормушке и поилке она старается подходить тогда, когда они не заняты другими животными. И это понятно, поскольку конкурировать с соплеменницами она в этот период не в силах. При содержании на пастбище в составе стада такая корова держится особняком от остальных. На отдых она устраивается на некотором удалении от других коров.

Таблица 21

Изменения в поведении самки в перинатальный период

Роженица	Поведение предродового периода	Поведение во время родов	Поведение послеродового периода
Кобыла	При возможности уединяется и затихает. Анорексия. Помахивает хвостом. Подстилку для новорожденного не готовит	Беспокойна, бесцельно ходит из угла в угол. Хлещет хвостом, лягается, роет копытом подстилку. Позже: затаивается, широко расставляет задние конечности, опускается на запястные суставы. Ложится, периодически тужится, изгоняя плод. В конце поворачивается на 180°	Периодически ложится на бок на 15–20 минут. Послед не поедает. Примерно на 9-й день после родов приходит в охоту
Корова	Отделяется от стада. Пытается отыскать укрытие. За день до отела развивается анорексия. За несколько часов до отела становится беспокойной. Подстилку не готовит	Возможную боль, дискомфорт и беспокойство выражает тем, что беспрестанно ложится и встает. В момент появления плода обыкновенно лежит, но может и стоять. Изгнание плода происходит медленнее и продолжительнее, чем у кобылы	Часто поедает послед. Вылизывает новорожденного теленка
Свинья	Собирает подстилку и устраивает подобие гнезда. Занимает положение лежа на боку и полностью расслабляется	Проявляет вокализацию, характерную для болевых ощущений. Периодически тужится. Появление каждого поросенка обозначает движением хвоста. Изгнание одного плода обеспечивает одноразовое напряжение мышц живота и матки	Поедает плодные оболочки, мертворожденные плоды или их части. Долго лежит, вытянувшись на боку, обеспечивая таким образом доступ поросятам к соскам
Овца	Начинает проявлять интерес к чужим ягнятам. Чаще всего роженица отделяется от стада и ищет укрытие. Беспокойна, роет землю передним копытом	Многократно ложится и встает на ноги; когда возникает волна потуг, встает на ноги. Обычно в самом начале процесса изгнания плода лежит	Тщательно вылизывает новорожденного ягненка. Слизывает околоплодные воды, удаляет с новорожденного остатки околоплодных оболочек. Некоторое время остается в том месте, где произошли роды
Коза	Медленно ходит. Ближе к родам становится беспокойной и перевозбужденной	Демонстрирует очевидные признаки боли. Периодически блеет. Потуги многократно повторяются	Отношение к новорожденному козленку индивидуально вплоть до отказа его принять. Осуществляет груминг козленка путем вылизывания и пощипывания
Сука	Беспокойна, не находит себе места, поскуливает. Анорексия, диарея, одышка. Ближе к родам отыскивает укрытие и устраивает гнездо из мягких материалов	Плоды изгоняются в положении лежа с интервалом от нескольких минут до нескольких часов как результат очередной волны сочетанных схваток и потуг. Освобождает щенка от плодных оболочек, которые поедает, и тщательно вылизывает новорожденного. Периодически вылизывает область промежности	Повышенное внимание к щенкам. Лежит на боку, подставив брюхо новорожденным для сосания. Мертворожденных и слабых щенков выталкивает из гнезда
Кошка	Отказывается от пищи, беспокойна. Могут быть позывы к опорожнению прямой кишки с жидким стулом. Ложится, но часто меняет местоположение. Старается уединиться. Проявляет повышенный интерес к укромным местам, в одном из которых устраивает гнездо. Непосредственно перед родами могут развиться одышка и тахикардия	Скрытно уходит в подготовленное гнездо, где тихо лежит, вылизывает область промежности и бедра. Избыточно социализированные на человека кошки вокализируют, требуют от хозяина помощи. Часто вылизывает себе область промежности и задние конечности. При появлении из половых путей плода оболочки разрывает зубами и поедает их. Тщательно вылизывает новорожденного котенка, производя урчащие звуки. Плоды выходят быстро по одному после каждой волны синхронизированных схваток и потуг	Тщательный груминг котят. Выгрызает пуповину котятам и зализывает область пупка. Подталкивает котят к своему брюху. Интенсивно вылизывает промежность и анус котятам, провоцируя выделение мекония. Меконий новорожденных, околоплодные воды и оболочки поедаются кошкой. Многие роженицы по окончании родов перетаскивают котят в другое укромное место

Поведенческое беспокойство коровы молочных пород начинают демонстрировать довольно рано. Отдельные особи — за две недели до ожидаемого отела. Однако проявление беспокойства достигает максимального уровня за 24–36 часов до начала родов.

Незадолго до начала родов под влиянием гормональных перестроек у самок активизируется материнская доминанта. Такие самки проявляют повышенный интерес к чужим детенышам. Материнская доминанта особенно ярко проявляется у овец. Для домашних овец гарантированное материнское чувство особенно важно, поскольку в отаре новорожденному без плотной опеки матери легко затеряться среди других ягнят.

Овцы и козы имеют много сходных этологических свойств в пренатальный период. У овец перед родами имеют место как самоизоляция от стада, так и поиск укрытия для окота. Однако примерно 40% маток остаются в стаде на момент окота. Около четверти маток активно отыскивают укрытие для родов. После завершения окота они некоторое время остаются с ягненком в том месте, которое помечено околоплодными водами. За некоторыми матками, которые специально не ищут укрытия, замечено, что для завершения родового процесса они возвращаются в то место, где у них отошли воды. Мериносы рожают в стаде непосредственно среди пасущихся соплеменников. Матки тонкорунных мериносов сразу возвращаются в стадо по завершении родов, зачастую забывая о своих ягнятах, т. е. для них типичен слабый материнский инстинкт. В то же время имеются породы овец с ярко выраженным инстинктом материнства.

Межпородные различия у овец проявляются и в том, как роженица отыскивает укромное место для совершения родов. По данным R. E. Lickliter (1985), большинство самок домашних коз за несколько часов до начала окота уходят из стада.

A. F. Fraser и D. M. Broom усматривают два основных преимущества родового процесса в изоляции от стада. Во-первых, за счет самоизоляции роженица уклоняется от потенциально возможного беспокойства и даже повреждений, которые могут быть нанесены сравнительно беспомощным матери и новорожденному другими членами стада. Во-вторых, изоляция от других членов сообщества необходима для того, чтобы между матерью и новорожденным сразу после родов установились тесные контакты. Новорожденный импринтируется на ближайший движущийся объект, которым должна быть его мать. Следовательно, при родах в окружении большого количества соплеменников у новорожденного возникают проблемы с узнаванием собственной матери.

Поиски убежища для выполнения родового процесса сохранились у самок всех культурных пород овец. Интересно, что это поведение самки зависит от условий среды на момент родов. Например, уэльская горная овца начинает подыскивать себе убежище лишь в том случае, если скорость ветра превышает 11 км/час. Еще больше усиливает состояние беспокойства и поиск убежища перед родами низкая температура воздуха. Овцематки многих пород в плохую погоду обязательно уходят в защищенное место. Наблюдения показали, что это происходит примерно за 4 часа до начало родов. В плохую погоду роженица остается в укрытии независимо от поведения ее стада. При этом самка демонстрирует признаки отстраненности от окружающей действительности. Она беспокоится, суетливо ложится и поднимается на ноги, подгребает под себя подстилку. Непосредственно перед родами овца роет землю передней конечностью. Однако, по литературным сообщениям, 15–20% овцематок не проявляют никаких признаков приближающихся родов. У них роды начинаются внезапно.

Материнское поведение овец активизируется за две недели до окота. Однако

наиболее выраженным это поведение самки становится за 12 часов до окота. У самок мериносовых пород интерес к чужим ягнятам обостряется за два часа до окота.

Предродовой материнский интерес выражается у овец по-разному: от кратковременного обнюхивания до вылизывания и попыток «усыновления». Однако с началом схваток овцематки утрачивают интерес к чужим ягнятам.

При большом скоплении одновозрастных ягнят в отаре овцематки с сильно выраженной материнской доминантой часто не узнают своих ягнят и принимают на воспитание чужих детенышей. У некоторых пород овец подмена ягнят происходит у 20 овцематок из 100 окотившихся. Это явление менее характерно для молодых самок после первого окота.

У кобыл и реже у коров отмечают так называемое воровство чужих детенышей (S. A. Edwards, 1983). Данное явление в условиях группового содержания животных создает определенные проблемы: ломает социальные взаимоотношения животных внутри группы, вносит ошибки в зоотехнический учет.

Исследования, выполненные на пони разных пород, свидетельствуют о широком этологическом разнообразии этих животных в предродовой период. В отдельных случаях кобылы отыскивают себе укрытия. Другие самки просто отстают от основного стада на пастбище. Имеются особи, роды которых протекают в табуне в окружении пасущихся соплеменников. Первыми предвестниками родов у кобылы следует считать внезапное беспокойство, движение по кругу, хлесткие удары хвостом по промежности. При этом самка постоянно оглядывает свои бока, ложится на землю и тут же встает на ноги.

При возникновении первых волн схваток у самок резко повышается возбудимость и развивается беспокойство. У некоторых самок схватки и потуги могут быть настолько сильными и хорошо заметными, что складывается обманчивое впечатление о начале изгнания плода. Однако перед началом родов из половых путей самки выделяется слизистый тяж. Он появляется в результате разжижения слизистой пробки, запиравшей шейку матки в период плодоношения.

Специалисты считают, что за несколько часов до родов у самок большинства видов животных развиваются болевые ощущения. В литературе приводятся доказательства формирования болевой фазы предродового периода как облигатного компонента у коров, кобыл, овец, свиней. Полагают, что боль выступает психическим сигналом приближающихся родов и поэтому оптимизирует поведение самки с целью концентрации ее внимания на родовом процессе и приеме новорожденных. Имеются экспериментальные доказательства того, что в процессе родов самке необходим высокий уровень психического возбуждения, следствием которого является адекватная эндокринная поддержка родового акта. За 2–3 часа до начала родов у кобылы нарастающее возбуждение, одышка и тахикардия сопровождаются сильным потением.

Животные, ведущие групповой и полувольный образ жизни (овцы, коровы, лошади), в состоянии предродового возбуждения покидают стадо. Однако коровы при этом не всегда уединяются, в отличие от самок других видов.

Характерно для предродового периода у овец и коров и внезапно возникающее желание обнюхивать и рыть землю копытами передних конечностей. Овцы дополнительно ходят по кругу, периодически ложатся и встают на ноги и снова совершают движение по кругу. У овец такое поведение служит верным признаком приближения родов.

Очевидный дискомфорт самок непосредственно перед родами развивается в результате расширения шейки матки и давления плода, входящего в ее узкий свод. Возможно, что при сильном растяжении шейки матки и влагалища у рожениц и возникают болевые ощущения.

РОДЫ

Сам процесс родов как изгнание плода и плодных оболочек из половых путей самки происходит у многих видов в ночное время. Однако у овец и коров роды наступают в любое время суток. Интересны наблюдения S. A. Edwards (1979) за отелом у коров. Ученый сообщает, что первотелки молочных пород телятся равномерно на протяжении суток. Отелы у зрелых коров приходятся на время доения. Возможно, что дополнительное беспокойство рожениц во время доения других коров стимулирует процесс изгнания плода.

При родах самки разных видов животных занимают разную позу и придают телу разное положение. В одном случае на протяжении всего процесса самка остается в положении лежа, в другом — в положении стоя, в третьем — попеременно ложится, встает или затаивается. Так, овцы ложатся и периодически встают. Такое поведение типично для овцематок при затяжных родах. В норме роды овец скоротечны и не занимают более 30 минут. Но у некоторых маток бывают затяжные роды продолжительностью до 2 часов.

Процесс родов принято делить на три фазы: фазу раскрытия шейки матки и поступления плода во влагалище, фазу окончательного изгнания плода из половых путей самки и фазу изгнания околоплодных оболочек. Последнюю фазу часто относят к послеродовому периоду.

Изгнание плода происходит под влиянием непроизвольных сокращений гладкой мускулатуры матки (схватки) и сокращений поперечно-полосатой мускулатуры брюшной стенки и диафрагмы (потуги). По мере приближения разрешающей фазы родов схватки и потуги становятся более частыми и большей силы. В момент изгнания плода из матки сокращения мышц матки рефлекторно синхронизируются с сокращениями мышц живота и диафрагмы роженицы. Эти сокращения ритмичны и чередуются с периодами отдыха самки продолжительностью в несколько минут.

У одноплодных животных, как это ни странно, выход плода проходит с большим напряжением сил самки, чем у многоплодных. С наибольшими трудностями плод преодолевает выход из влагалища, который у самок всех видов животных сильно заужен. Как только голова плода проходит через плотное кольцо влагалища, процесс родов заметно облегчается и ускоряется. Плечи новорожденного следуют за головой. Далее плод просто выскальзывает из половых путей самки.

Если роды проходят медленно и сопровождаются сильными изнуряющими роженицу мышечными сокращениями, то после выхода головы и передней части тела из влагалища у самки последует короткий период отдыха. В этот момент задние конечности новорожденного еще могут оставаться в шейке матки. В подобных случаях роженице и новорожденному предлагается ветеринарная помощь. В такой ситуации часто оказываются кобылы культурных пород. Поэтому выжеребка проводится под контролем человека. Кобыле надо помочь закончить процесс родов, а новорожденному очистить голову и прежде всего ноздри от околоплодных оболочек. В первые минуты появления на свет новорожденный совершает специфические движения головой снизу вверх, смысл которых, вероятно, заключен в том, чтобы самостоятельно освободить ноздри от околоплодных оболочек и вод.

Зрелорождаемые детеныши сразу после рождения предпринимают попытки встать на ноги, что им и удается через определенное количество неудачных действий.

Свиньи при родах лежат на боку. Однако A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) сообщают об исключительных случаях, когда свиньи поросились лежа на животе. Нервные свиньи после рождения очередного поросенка встают на ноги. Рождение поросят происходит легко и быстро. Поросята рождаются примерно каждые 15 минут. Изгнание каждого поросенка сопровождается интенсивными движениями

хвоста свиноматки с большой частотой. При родах свинья периодически вытягивается, толкается передними ногами и делает попытки перевернуться на другой бок. Считают, что эти движения способствуют изгнанию плодов, околоплодных вод и оболочек. У отдельных легко возбудимых самок изгнание плода сопровождается дрожью всего тела, похрюкиванием и повизгиванием.

Свиньи не обращают внимания на уже родившихся поросят до тех пор, пока не выйдет последний плод. Процесс родов у свиньи занимает примерно 3 часа. В. И. Комлацкий (2005) указывает на наличие межпородных различий продолжительности родов у домашних свиней. У свиноматок породы ландрас продолжительность опороса в среднем составляет 214 минут (65–715 минут). Матки крупной белой породы затрачивают на процесс родов 224 минуты (90–775 минут). По завершении опороса свинья встает на ноги и обильно мочится.

По литературным сообщениям, свиньи поросятся преимущественно весной и осенью (Б. Новицкий, 1981). Роды у этого вида животных редко наступают в первой половине дня. Обычное время родов — это вторая половина дня, вечер и ночь.

Кобылы пони при свободном содержании на пастбище перед родами изолируются от основного табуна и отыскивают убежище. Правда, многие кобылы этого не делают. Они просто отстают от табуна во время движения по пастбищу. Признаками скорого наступления родов служит необычное беспокойство кобылы в табуне. Она прекращает пастьбу, кругами ходит в пределах своей группы, периодически оглядывается на свои бока, внезапно ложится и тут же поднимается на ноги. По мере приближения родов самка все чаще и чаще ложится и поднимается, может перекатываться с бока на бок, часто хлещет область промежности хвостом. Периодически роженица принимает специфическую позу: стоит с широко раздвинутыми задними конечностями, аркообразно выгнув спину. При этом она предпринимает попытки помочиться. Когда потуги достигают максимальной силы, из половой щели кобылы появляется околоплодный пузырь. При этом кобыла может демонстрировать реакцию Флешмана.

Непосредственно перед началом родов некоторые кобылы необычно высоко поднимают голову. Однако как только начинается изгнание плода, кобыла ложится на бок и кладет голову на землю. В этой позе у самки происходят наиболее сильные схватки и потуги. Первая фаза родов у кобылы манифестируется сильным потением. После нескольких мощных сократительных волн мышц брюшного пресса из половых путей кобылы появляется водный пузырь, внутри которого просматриваются следующие одна за другой передние конечности жеребенка. Еще более сильные потуги и схватки приводят к появлению головы плода. Как правило, при этом околоплодные оболочки сохраняют свою целостность. Вслед за головой из вагины появляется и все тело жеребенка. Однако его задние конечности еще остаются в родовых путях. В таком положении новорожденный испытывает недостаток кислорода. Поэтому он рефлекторно начинает двигать головой и передними конечностями. В результате этих движений новорожденного околоплодные оболочки разрываются, и жеребенок делает свой первый самостоятельный вдох. Жеребенок, продолжая хаотичные движения, вытягивает задние конечности из родовых путей. У 98% кобыл роды протекают в положении лежа. Однако окончание изгнания плода, а именно выход задних конечностей, часто происходит, когда кобыла уже встала на ноги.

Вторая фаза родов у кобылы, в среднем, занимает 17 минут с колебаниями от 10 минут до 1,5 часов.

В условиях табунного коневодства выжеребка чаще всего протекает в темное

время, в предутренние часы. Для родов кобылы выбирают открытое место. При содержании в деннике кобыла также жеребится ночью, но ближе к полуночи. Вероятной причиной тяготения рожениц к ночному времени в конюшне считают то, что ночью на самку действует меньшее количество раздражающих факторов.

У кобыл в условиях полувольного содержания отмечается явление синхронизации родов. Имеется в виду, что кобылы тяготеют к выжеребке в начале лета. При этом роды наступают практически одновременно у нескольких самок, несмотря на то, что часть из них покрывалась в начале случного сезона, а часть — в его конце. A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) сообщают о том, что продолжительность жеребости у кобыл существенно корректируется сроком ожидаемых родов. Так, в группе кобыл с ожидаемыми родами весной беременность была на 8 дней продолжительнее по сравнению с кобылами, роды которых ожидались осенью.

Коровы для родов принимают разное положение. Непосредственно перед родами корова проявляет признаки повышенного беспокойства. Животное часто меняет положение лежа на положение стоя. Роженица периодически оглядывает свои бока. Некоторые животные подгребают под себя мягкую подстилку. При этом корова негромко мычит, неровно дышит и кряхтит. Изо рта у животного может выделяться густая слюна. При появлении потуг корова принимает позу, характерную для мочеиспускания и дефекации. Она широко раздвигает задние ноги, аркообразно изгибает спину, поднимает хвост и выделяет мелкие порции кала или мочи. Следует заметить, что схожие признаки приближения родов демонстрируют и самки других видов. Но у коров эти проявления регистрируют намного раньше, до начала изгнания плода из утробы самки.

За 15–30 минут до начала родов синхронизированные схватки и потуги становятся частыми и волнообразными. Каждая волна занимает порядка 20 секунд. Специалисты считают, что в эти моменты корова испытывает болевые ощущения, о чем свидетельствует психо-эмоциональное состояние самки. Внешне потуги и схватки у коровы напоминают клиническую картину коликов у крупного рогатого скота.

В конечном счете спазмы приводят к разрыву алантохориона и отходу околоплодных вод, в норме соломенного цвета. После этого мышечные сокращения (схватки) на некоторое время затихают. Эта пауза отграничивает первую фазу родов у крупного рогатого скота. Ее продолжительность обычно составляет 4 часа, с колебаниями от 3 часов до 2 суток.

Спустя час после отхода вод начинается вторая фаза родов. Схватки возобновляются, и из влагалища появляется амнион. Волны мышечных сокращений повторяются каждые 2–4 минуты и длятся по 20–40 секунд. Сила сокращений увеличивается, что приводит к изгнанию плода, который в норме выходит передними конечностями вперед. На этой стадии корова или лежит на боку, или спокойно стоит.

S. A. Edwards и D. M. Broom (1982) наблюдали за отелом 82 коров фризской породы. Они сообщают, что все коровы, за которыми они наблюдали, телились в положении лежа на боку. При потугах у коровы в положении лежа на боку верхняя задняя конечность зависает в воздухе. При раскрытии шейки матки, поступлении плода во влагалище и появлении передних конечностей из половой щели корова, как правило, ложится на бок. Это положение позволяет животному сконцентрировать силы на мышечных сокращениях, приводящих к полному изгнанию плода. Напряжение животного не спадает до момента выхода головы и туловища теленка. Коровы, у которых отел протекает легко, остаются в положении лежа до окончания родов. Животные, испытывающие затруднения, в 64% случаев поднимаются на ноги

(J. Metz, J. H. M. Metz, 1987). Процесс рождения считается завершенным с момента обрыва пупочного канатика.

На практике случается так, что корова поднимается на ноги в момент, когда таз теленка еще находится в родовых путях. Плод может оставаться некоторое время в таком зависшем положении, пока очередная волна схваток не приведет к его полному изгнанию из родовых путей матери. В этом случае теленок просто падает на землю. Нормальными для коров считаются и роды в положении стоя.

В конечную фазу изгнания плода корова может занять и положение на боку с упором на передние конечности, т. е. «полусидя».

Вторая фаза родов у коров занимает примерно час времени, т. е. финальная фаза изгнания плода существенно короче, чем фаза раскрытия шейки и поступления плода во влагалище.

Корова приступает к вылизыванию промежности задолго до завершения родового процесса. По завершении второй фазы родов корова отдыхает некоторое время, а затем приступает к вылизыванию теленка и поеданию плодных оболочек. Далее начинается третья фаза родов, связанная с очищением матки от околоплодных оболочек. Эта фаза у коров имеет большую продолжительность. В отдельных случаях она затягивается на несколько дней. Однако пребывание последа в матке дольше, чем в течение 24 часов, является ненормальным и опасным для здоровья новотельной коровы. Послед начинает гнить. В этом случае прибегают к искусственному отделению последа и лечебным мероприятиям, подавляющим воспалительный процесс в матке коровы.

С началом родов практически все самки *домашней овцы* занимают положение лежа и остаются в нем до конца родов. В случае с двойнями и тройнями плоды выходят из половых путей роженицы быстро друг за другом с интервалом в несколько минут. Первая и вторая стадии родового процесса у овец занимают примерно 1,5 часа. Сама процедура изгнания плода происходит за 30–50 минут. Окоты овец происходят и в светлое, и в темное время суток. Однако статистический анализ позволяет утверждать, что в период с 19.00 до 23.00 и с 5.00 до 9.00 рождается больше ягнят, чем в любое другое время суток.

Замечено, что в больших стадах у овцематок и козоматок происходит синхронизация родов. Например, в стадах ангорских коз большинство самок рождают козлят в течение 4-дневного периода, несмотря на то, что даты осеменения у них существенно различаются.

ПОВЕДЕНИЕ САМКИ В ПОСЛЕРОДОВЫЙ ПЕРИОД

Сразу после выхода плода у самок наступает третья фаза родов — фаза изгнания околоплодных оболочек, или отделения последа. При этом самки сосредотачиваются на новорожденном и, как правило, тщательно его вылизывают. У овец, кобыл, сук, кошек послед отделяется без труда и выходит из половых путей самки в течение 2–3 часов после изгнания плода. У коров связь околоплодных оболочек с эндометрием более прочная. Поэтому у коров послед отходит дольше, чем у самок других видов. Для коров характерно и задержание последа. В этом случае околоплодные оболочки остаются в матке. Если их не удалить принудительно, то в матке коровы развиваются воспалительные и гнилостные процессы с отрицательными последствиями для здоровья животного.

Все виды животных можно подразделить на «плацентофагов» и «неплацентофагов». Имеется в виду, что некоторые самки поедают свои околоплодные оболочки. Так делают коровы, свиньи, суки, кошки. Но, скажем, кобылы этого не делают. Биологическая подоплека данного поведения заключается в следующем. Поедают свой послед и вылизывают околоплодные воды самки тех видов животных, которые не покидают место родов длительное вре-

мя. Это, как правило, животные незрелорождаемого типа. Новорожденные зрелорождаемых видов сразу после появления на свет способны следовать за своей матерью, т. е. они покидают то место, где протекали роды.

В литературе имеются сообщения о том, что коровы поедают не только плаценту, но и подстилку, пропитанную околоплодными водами. Специалисты считают такое поведение коров нормальным. Более того, существует аргументированная точка зрения, что для крупного рогатого скота поедание плаценты необходимо. Околоплодные оболочки и воды содержат большое количество стероидных гормонов и окситоцин. Поэтому, поедая послед, корова потребляет большие количества гормональных веществ, повышающих моторику матки, что для коров чрезвычайно важно, учитывая морфологические особенности строения плаценты и прочную плацентарную связь эндометрия и околоплодных оболочек, т. е. поедание околоплодных оболочек выглядит своеобразным профилактическим мероприятием в отношении такой распространенной у коров патологии родового процесса, как задержание последа.

Роды делают самку предельно беззащитной перед лицом врагов. Хищники быстро обнаруживают новорожденных по запаху и по скоплению насекомых на месте родов. Поэтому в распоряжении роженицы имеются два тактических приема, позволяющих обезопасить себя и новорожденного сразу после родов. Это либо по возможности быстро покинуть место родов, либо ликвидировать все следы родового процесса, демаскирующие местоположение самки с детенышами.

Однако и те самки, которые покидают место родов, тем не менее, в дикой природе предпринимают дополнительные меры самозащиты. Например, дикие лошади приурочивают процесс родов к ночному времени и выбирают для родов открытую площадку, подходы к которой хорошо просматриваются роженицей. Это позволяет кобыле обезопасить себя на несколько часов послеродового периода, что достаточно для нее, чтобы восстановить силы, а жеребенку набраться сил, чтобы утром следовать за матерью.

Животные, устраивающие гнездо или логово для родов, соблюдают крайнюю осторожность. В предродовой период самки скрытно подходят к месту родов, во время родов ведут себя тихо, а после окончания родового процесса тщательно убирают логово, уничтожая все возможные демаскирующие свидетельства родов. В первые дни жизни их детенышей матери даже поедают фекалии своих детей, для собственного мочеиспускания и дефекации выбирают места, удаленные от логова.

Козы при вольном содержании, например в горах, для родов выбирают знакомые места, которые у них не ассоциируются с потенциальной опасностью. Это может быть место, где животные обыкновенно устраиваются на ночлег. При этом место для родов у коз, как правило, имеет легкую защиту от непогоды — скалу, навес, углубление в скале.

Более дикие виды животных — яки, овцебыки, зубры — при очевидной опасности окружают роженицу плотным кольцом. При этом физически сильные самцы и самки занимают передовые позиции. Такая защита обеспечивает высокий уровень безопасности роженице.

Среди жвачных животных выделяются две тактики послеродового поведения. Самки некоторых видов, например коз, оставляют козлят в укромном месте, а сами пасутся с основным стадом. Овца после родов не покидает ягненка и остается с ним в укрытии до того момента, когда новорожденный становится способным следовать за матерью.

Интересно, что среди домашних коз выделяется два типа матерей. Одни из них покидают на время своих козлят, другие остаются с новорожденными в укрытии. Козы, у которых рождаются двойни,

склонны оставаться в укрытии. Те же матери, которые отлучаются на время кормления, как правило, имеют по одному козленку. Более склонны оставаться со своими детьми козы старшего возраста, покидать на время — молодые матери.

Кобылы. Процесс родов у кобыл отнимает много физических сил. Об этом свидетельствует тот факт, что кобылы всех пород после изгнания плода остаются в положении лежа для отдыха 20–30 минут. Рядом с матерью остается лежать и жеребенок. Когда кобыла встает на ноги, происходит разрыв пуповины.

Кобылы не поедают последа, но тщательно вылизывают новорожденного.

Третья, завершающая фаза родов — выход последа — у кобылы занимает примерно 1 час. Кобыла подпускает к своему вымени только своего жеребенка, идентификацию которого производит по запаху. Чужих жеребят она отгоняет от себя.

У *свиньи* изгнание последа частично имеет место в интервалах между рождениями поросят. Однако основная масса околоплодных оболочек изгоняется в послеродовый период и происходит это порциями по два-четыре последа за один прием. Роженицы поедают последы полностью или частично. Свинья не вылизывает новорожденных. От околоплодных оболочек новорожденные поросята освобождаются самостоятельно.

По завершении процесса родов свиноматка собирает около себя поросят специфической вокализацией — короткими высокочастотными похрюкиваниями. Данная вокализация свиноматки для новорожденных поросят является врожденно узнаваемым стимулом, активизирующим поиск материнского соска и процесс сосания. Наибольшее количество похрюкиваний свиноматки зафиксированы в первые 4 часа после опороса. Вокализация свиноматки синхронизирует активность поросят и обеспечивает максимальную отдачу молока. Чем больше поросят одновременно сосут и, следовательно, массируют молочные железы свиноматки, тем более высокая концентрация гормона окситоцина обнаруживается в ее крови.

Обычно поросята проявляют высокую активность в самостоятельных поисках соска матери. Реже свинья собирает поросят у вымени гребковыми движениями передних конечностей и занимает положение лежа на боку для кормления новорожденных.

Перед кормлением свиноматка тщательно выбирает место. Оно должно быть сухим и удобным для нее и поросят. Для кормления поросят свиноматка может занять положение лежа как на правом, так и на левом боку. При этом она обеспечивает хороший доступ поросят к обоим рядам сосков.

При появлении посторонних людей свинья в послеродовый период издает резкие низкочастотные похрюкивания лающего типа.

Среди свиноматок отмечены случаи каннибализма, т. е. поедания своего потомства. Причины этого явления изучены плохо. Предполагают, что это проявление послеродового психоза у свиноматок. Каннибализм, как правило, проявляют психически неуравновешенные животные. Кроме того, легковозбудимые свиноматки могут раздавить поросят, совершая резкие движения. В подобных случаях свиноводы изолируют поросят и возвращают их свиноматке после того, как самка выйдет из состояния родового стресса. Однако надо иметь в виду, что свиноматка узнает своих поросят по запаху. Поросят с чужим запахом она отвергает и даже может убить. Подмечено, что если в станке содержат двух маток с подсосными поросятами, то поросята беспрепятственно могут сосать молоко у обеих самок. Каждая матка подзывает своих поросят тихим похрюкиванием. Однако при этом к ней подходят поросята и из помета соседки. В поисках соска они залезают ей на рыло, конечности. Но агрессивных действий свиноматка по отношению к чужим поросятам не предпринимает.

Свиноматка с устойчивой материнской доминантой при свободном выгуле выводит поросят на прогулку, например на пастбище. В процессе движения свиноматка старается занять место в центре группы, с тем чтобы держать в поле зрения всех поросят.

Корова после отела подзывает теленка особыми звуками — мычанием. Новорожденный встает на ноги и начинает искать вымя спустя 15–50 минут после появления на свет. Как и в случае с лошадьми, взаиморасположение коровы и новорожденного теленка в первые часы и дни стереотипично. Теленок движется вдоль тела матери от головы к вымени. Когда теленок приблизится к вымени, корова его тщательно обнюхивает и облизывает.

Для захвата соска теленок вынужден вытянуть голову и шею в одну линию с позвоночником. В таком положении язык, пищевод и пищеводный желоб преджелудков образуют прямую линию. Это важно для молодняка полигастричных животных, поскольку в этом случае молозиво попадает прямо в сычуг и не попадает в неразвитые преджелудки. При сосании теленок периодически тычет носом в вымя матери, чем оказывает стимулирующее воздействие на молокоотдачу.

При круглосуточном содержании на пастбище новотельная корова с теленком держится на расстоянии от стада несколько дней. Первое время теленок в основном лежит. Он поднимается лишь для сосания, опорожнения кишечника и мочеиспускания. 5–6-дневный теленок уже активно следует за матерью по пастбищу. Как правило, через неделю после отела корова приводит теленка в стадо.

У *коз* и *овец* новорожденные предпринимают попытки встать на ноги сразу после вылизывания. Первые движения козлят и ягнят неуверенные и потому не имеют успеха. Но они повторяются каждые 20–30 секунд. После нескольких неудачных попыток новорожденный встает на ноги, некоторое время остается в этом положении неподвижным, а затем начинает движение к материнскому вымени.

Первые дни козлята и ягнята сосут из положения стоя, аналогично жеребятам и телятам, т. е. располагаются параллельно с матерью задом к ее голове и мордой к вымени. Следует подчеркнуть, что ягнята и козлята неожиданно много времени из своего суточного бюджета затрачивают на сосание. В первые дни каждое сосание у козленка занимает до 10 минут, а перерывы между сосаниями редко достигают 1 часа. Е. Хейфец (1969) у одного ягненка насчитал за сутки 78 подходов к вымени. Из них он 33 раза сосал днем и 45 раз ночью.

ОСОБЕННОСТИ МАТЕРИНСКОГО ПОВЕДЕНИЯ

Под *материнским поведением* понимают этологические особенности самки постнатального периода, направленные на обеспечение безопасности, удовлетворение витальных потребностей детеныша, а также его научение с целью адаптации к дальнейшей самостоятельной жизни. Это поведение самки инстинктивно, следовательно, видотипично. Однако у животных с высокоорганизованной психикой на проявление материнского поведения большое влияние оказывает личный опыт.

Стереотипы материнского поведения начинают заполнять поведенческий репертуар самки в родовой период. В других жизненных ситуациях у самок отсутствуют эти специфические стереотипы поведения, поскольку отсутствует стимул и акцептор (детеныш) действий самки, составляющих комплекс материнского поведения.

Сила материнской доминанты неодинакова у разных особей. Поэтому биологическая эффективность материнского поведения у самок одного и того же вида различается. Скажем, среди коз в силу причин, которые будут обсуждаться ниже, большой процент рожениц отказываются от своих детенышей. Среди свиноматок

имеет место каннибализм — поедание собственных поросят. В то же время отдельные свиноматки имеют гипертрофированную материнскую доминанту, что находит проявление в чрезмерно развитой защитной реакции. При приближении к поросятам посторонних они нападают на объект со злобой, характерной для собак, несущих защитно-караульную службу. Такие свиньи представляют опасность даже для человека, который постоянно за ними ухаживает.

Хорошо известно и бесстрашие кошек, которые смело бросаются на защиту своих котят при возникновении потенциальной опасности. В обыденной жизни в сходной ситуации кошка проявила бы оправданный испуг и биологически обоснованную трусость. Однако на фоне материнской доминанты реакция самки может быть неадекватной той опасности, которая угрожает не только ее детям, но и ей самой, например в случае нападения крупной собаки — истребителя кошек (рис. 123).

Такое, в общем-то, авантюрное поведение матери очень часто приносит успех. Физически сильный агрессор, встретив такой мощный психологический отпор со стороны более слабого и в обычной ситуации уступающего противника, на какой-то момент останавливается в нерешительности. Этого мгновения матери бывает достаточно, чтобы разрешить ситуацию в свою пользу и спасти детенышей.

Сила проявления материнской доминанты находится под нейро-гуморальным влиянием. Причем нервная составляющая материнского поведения формируется у самки к определенному моменту ее онтогенетического развития. Часто самки, оплодотворение которых происходит в раннем возрасте — в первый эструс, успешно вынашивают и производят на свет нормально сформированных неонатантов. Но после родов многие молодые самки отказываются выкармливать собственных детенышей. Причина отказа заключается в том, что у роженицы не активизируется материнская доминанта из-за незрелости материального субстрата материнского поведения, т. е. соответствующих структур центральной нервной системы.

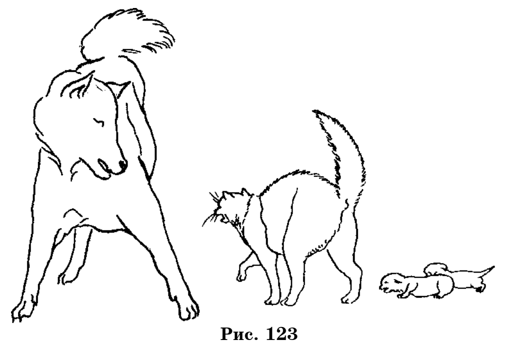


Рис. 123
Защитная реакция кошки-матери

В зоотехнии у самок обоснованно выделяют *возраст половой и физиологической зрелости.* Половая зрелость как готовность самки к оплодотворению, плодоношению и родам зачастую появляется на фоне недоразвитости ее нервной системы, психики, наличия в поведении элементов инфантилизма и отсутствия материнской доминанты. Завершение формирования психики самки происходит позже, чем наступает половое созревание. Возраст, к которому завершается развитие нервной системы и опорно-двигательного аппарата, и называют возрастом физиологической зрелости. Именно самки, достигшие возраста физиологической зрелости, обеспечивают своих детенышей необходимой заботой (питание, защита от врагов и неблагоприятных природно-климатических явлений, гигиеническим уходом) и передают им (научают) необходимый жизненный опыт.

И все же завершение формирования тела, центральной нервной системы и психики самки к возрасту физиологической зрелости вовсе не гарантирует проявление у нее материнского инстинкта в перинатальный период. Дело в том, что активизация материнской доминанты осуществляется под влиянием гормональной составляющей беременности и родового процесса. В норме беременность и роды

определенным образом стимулируют секрецию необходимых гормонов, в частности, секрецию прогестерона желтого тела и плаценты и гормонов гипофиза — пролактина и окситоцина. По ходу беременности нарастает фон прогестерона в крови самки. Развитие материнской доминанты самки положительно коррелирует с уровнем прогестерона в ее крови. Прогестерон не имеет видотипичного влияния на материнское или родительское поведение. Например, имплантирование прогестерона в преоптическую и латеральную область гипоталамуса активизирует инстинкт насиживания у голубей, стимулирует появление родительского поведения у крыс. Высокий уровень прогестерона в организме стерилизованных самок, создаваемый его парентеральным введением, вызывает ложную беременность и сопровождающий ее комплекс родительского поведения у сук и кошек.

Считают, что гормон пролактин имеет принципиальное значение для активизации материнской доминанты в конце периода беременности и сразу после родов. Определенные ядра гипоталамуса имеют рецепторы к прогестерону и пролактину. Гормон прогестерон в процессе беременности стимулирует образование новых связей между структурами мозга, обеспечивающих регуляцию материнского поведения. Поэтому материальный субстрат материнского поведения у самок при первой беременности менее развит по сравнению с более зрелыми самками, имевшими несколько беременностей. При соединении пролактина с рецепторами гипоталамуса происходит возбуждение ядер, обеспечивающее мотивации материнского поведения самки. Личный опыт самки расширяет репертуар ее материнского поведения за счет механизмов научения.

Материнский инстинкт резко отличается от прочих системных этологических адаптаций. Материнское поведение самки ориентировано только на своего детеныша. Даже самки стадных животных перед родами отделяются от своей группы и некоторое время избегают контактов со своими соплеменниками. Кратковременная изоляция самки перед родами и после родов способствует формированию особых отношений с детенышем (импринтинг на мать и обратный импринтинг матери на детеныша). При этом исключаются нежелательные влияния на формирование материнского поведения у самки со стороны других соплеменников.

Изоляция самки на период родов есть необходимое условие запуска материнского поведения. В постнатальный период психика самки изменяется особым образом. Самка становится способной к обратному импринтингу, т. е. к запечатлению образа новорожденного. В том, что у самки в послеродовый период существует чувствительный период запечатления, доказывают эксперименты с перекрестным подсаживанием одновозрастных детенышей. Так, сразу после родов самка лабораторной крысы принимает на воспитание детенышей песчанки. Кошка сразу после родов принимает щенков, крысят, а сука — котят. Чувствительный период обратного запечатления у самки короток по времени. Он приходится на первые часы ее послеродового состояния.

Связь матери и новорожденного осуществляется посредством разных информационных каналов. Широко распространен в животном мире запаховый импринтинг. Многие виды животных используют звуковую коммуникацию. Существуют виды животных, которые импринтируются на внешние, зрительно воспринимаемые признаки.

Кобыла при узнавании своего жеребенка ориентируется только на запах. Козы пятнистой масти узнают своих козлят по внешнему виду. Но козы аборигенных пород песочной масти доверяют лишь голосу козленка и его запаху. В многочисленных ассоциациях самка, например овца в отаре, отыскивает своего ягненка по голосу. Другие каналы связи здесь неэффективны.

Звуковой импринтинг у цыплят и курицы-наседки устанавливается еще в процессе инкубации яиц. При насиживании яиц наседка периодически квохчет, а цыпленок в яйце пищит, т. е. они обмениваются звуковыми сигналами задолго до завершения эмбрионального развития и выклева цыпленка. Поэтому сразу после выклева наседка и цыплята легко распознают друг друга по звуку.

После того как контакт между матерью и новорожденным установлен, самка резко изменяет свое поведение и начинает действовать исключительно в интересах своего детеныша. Во внутренних мотивациях поведения ее собственные потребности (витальные и зоосоциальные) отодвигаются на задний план. В процессе постнатального взаимодействия мать и детеныш фактически продолжают являть собой единый организм.

Материнская забота не ограничивается только обеспечением детеныша пищей. Однако питание детенышей требует от родителей наибольших усилий. Именно на основе обеспечения детеныша пищей возникают семейные ассоциации постнатального периода.

Особенно ярко этот канал связи просматривается в классе птиц. Насекомоядные и хищные птицы, активно добывающие пищу своим птенцам, расходуют в период выращивания птенцов объем энергии, многократно превышающий их основной обмен. Синицы, трясогузки, мухоловки помещают пойманных насекомых в рот или в глотку птенцу. Хищные птицы отрывают куски от жертвы и также кладут в рот птенцам. Позже родители кладут жертву на край гнезда и стимулируют птенцов самостоятельно отрывать куски мяса. Некоторые водоплавающие птицы улетают в море за рыбой. Родителям приходится транспортировать корм на большие расстояния. По характеру транспортировки пищи птицы делятся на три типа: одни транспортируют рыбу в клюве, другие в полете держат ее когтями. В третьем случае рыба проглатывается птицей и транспортируется в желудке, из которого она в полупереваренном виде отрыгивается прямо в клюв птенцу или на край гнезда.

Причиной отрыгивания пищи служат действия птенца. Хорошо изученные Н. Тинбергеном клевки птенцов серебристой чайки в красное пятно на клюве родителей представляют именно выпрашивание корма.

В природе имеются примеры того, что родители не просто отрыгивают полупереваренную пищу в клюв беспомощным птенцам, но и обогащают отрыгиваемую массу питательными выделениями слизистой оболочки пищевода, зоба или желудка. Так, классическим примером такого рода является отрыгивание «молочка» голубями. Интересно, что секрет «голубиного молока» по химическому составу близок к молозиву млекопитающих.

У розового фламинго отрыгиваемая масса имеет красный цвет. Ее анализ свидетельствует о том, что для кормления своих птенцов родители фламинго обогащают желудочный химус собственной кровью. Такая масса имеет высокую биологическую ценность. Она насыщена белком, аминокислотный состав которого максимально приближен к аминокислотному составу тела птиц данного вида.

ИНИЦИАЦИЯ МАТЕРИНСКОГО ПОВЕДЕНИЯ

Стереотипы материнского поведения появляются у самки млекопитающих в пренатальный период. В других таксономических группах (у рыб, птиц) оно может проявиться до появления на свет детенышей и выглядеть как строительство гнезда, уход за икрой или яйцами. Поскольку гнездостроительство, инкубация яиц и выращивание незрелорождаемой молоди требует много времени и затрат энергии, то представляется биологически оправданным участие и самца в этих сложных процессах, обеспечивающих успех воспроизводства.

Сразу после изгнания плода из родовых путей роженицы большинства видов млекопитающих животных тщательно вылизывают новорожденных. Среди домашних животных исключением из этого правила служат свиньи и верблюды. В дикой природе не вылизывают новорожденных самки вторичноводных животных (киты и ластоногие), а также самки видов, эволюционно близких домашним свиньям и верблюдам.

Вылизывание полезно самке и новорожденному. Удаление околоплодных оболочек и амниотической жидкости с поверхности тела новорожденного стимулирует периферическое кровообращение, в результате чего у него активизируется процесс физической терморегуляции. При вылизывании самка раздражает рефлексогенные зоны на теле новорожденного, что приводит к стимуляции функции кровообращения, дыхания, пищеварения. Биологическую значимость вылизывания наглядно демонстрирует следующее. Новорожденный котенок или щенок не способен к самостоятельной дефекации. Но избавление от первородного кала (мекония) необходимо для него уже в первые часы жизни. Анальный сфинктер у новорожденного раскрывается только при механическом раздражении области ануса. Вылизывая область промежности и анус новорожденному, мать стимулирует перистальтику кишечника и раскрытие анального сфинктера. При этом выделяющийся из кишечника меконий поедается матерью.

В свою очередь, вылизывание неонатанта полезно и для организма роженицы. С околоплодными оболочками и водами самка потребляет биологически активные вещества, например гормон окситоцин, которые повышают тонус и моторику гладкой мускулатуры матки. В результате ускоряется изгнание других неонатантов в случае с многоплодными животными, а также последа у самки.

Вылизывание неонатанта самка начинает, как правило, с головы. Затем грумингу подвергается спина новорожденного, его вентральная поверхность. В завершение вылизываются конечности. Тщательность материнского груминга у разных видов животных неодинакова. Более тщательный груминг обеспечивают своим новорожденным детенышам самки незрелорождаемых видов. Незрелорождаемые детеныши более беспомощны, чем зрелорождаемые. Поэтому они требуют больше внимания со стороны матери. У них чрезвычайно несовершенный теплообмен, не развиты локомоции. Если не очистить голову незрелорождаемому неонатанту, то он может задохнуться из-за того, что его нос закрыт околоплодными оболочками. После вылизывания поверхность тела неонатанта становится сухой, что снижает риск его переохлаждения.

Вылизывание несет на себе и еще одну функцию. После груминга тело новорожденного оказывается покрытым частицами слюны матери. Предполагается, что материнская слюна содержит специфические химические вещества со свойствами феромонов. Поэтому новорожденный, подвергнутый материнскому грумингу, получает специфическую химическую маркировку, что важно для матери при последующем распознавании своего детеныша.

По мнению S. A. Edwards и D. M. Broom (1982), вылизывание как элемент материнского поведения индуцируется секрецией гормона пролактина и самим новорожденным как внешним стимулом. На примере взаимоотношений новотельной коровы и теленка показано, что интенсивное вылизывание имеет место в первые 5–6 часов после рождения теленка (табл. 22).

Таблица 22

Время, затрачиваемое на вылизывание теленка в послеродовый период у первотелок и коров старших возрастов (мин/час)

Время после отела, ч	1	2	3	4	5	6
Первотелки	17	10	4	2	1	1
Коровы старших возрастов	28	9	7	5	3	2

Интенсивность груминга как показатель силы материнской доминанты у первотелок ниже, чем у коров старших возрастов. В первый час после родов первотелки затрачивали на груминг теленка 17 минут, а коровы старших возрастов — 28 минут. Через 2 часа после отела интенсивность груминга существенно понижалась как у первотелок, так и у коров старших возрастов.

Необходимо отметить, что время, которое корова затрачивает на вылизывание новорожденного, задается не только внутренним состоянием роженицы, ее гормональным статусом. Время материнского груминга сокращается, если неонатанта успевает вылизать другая самка.

Сам новорожденный как внешний фактор оказывает влияние на проявление материнского поведения. Этот тезис убедительно подкрепляется исследованиями на лабораторных животных. Присутствие детенышей вызывает родительское поведение у небеременных, овариэктомированных и гипофизэктомированных самок лабораторных крыс. Более того, J. S. Rosenblatt (1967) установил, что родительское поведение возникает у интактных и кастрированных самцов в присутствии новорожденных крысят. Однако исследователи родительского поведения животных все же подчеркивают, что материнское поведение легче вызвать у недавно родивших самок грызунов, чем у девственных самок и тем более самцов. Нельзя недооценивать вклад гормонального состояния самки в развитие материнского поведения. Причем у высших позвоночных именно гормональный статус самки является решающим в инициации материнского поведения. Если бы только присутствие новорожденного запускало материнское поведение, то были бы абсолютно необъяснимыми случаи отказа рожениц от собственных детенышей.

Виды, у которых материнское поведение не включает стереотипы вылизывания, единичны. В частности, у домашних свиней роженица не вылизывает новорожденных. Поросята сами освобождаются от околоплодных оболочек и обрывают пуповину. Эта этологическая особенность свиней не является результатом одомашнивания. Самки дикого кабана также не вылизывают новорожденных поросят. Подобное поведение неонатального периода свойственно и камелидам (B. L. Vila, 1992).

Изучение причин отказов коз от своих детенышей показало, что в этом явлении определяющую роль играет сам процесс родов. Физиологически зрелые козы демонстрируют недостаточную материнскую доминату и отказываются принимать своих детенышей в случае рождения мелких козлят. Материнские отказы от крупных неонатантов не описаны в литературе. Парентеральное введение козам гормона пролактина в процессе родов надежно профилактирует появление матерей-отказниц.

Ученые провели такой эксперимент. Сразу после изгнания плода роженице вводили во влагалище резиновый баллон и на короткое время создавали в нем повышенное давление и, следовательно, осуществляли растяжение влагалища. Оказалось, что после выполнения такой процедуры потенциальные козы-отказницы превращаются в заботливых матерей. Был сделан вывод, что растяжение влагалища и, возможно, свода шейки матки при родах является важным фактором активизации материнского поведения, по крайней мере у домашних коз. Растяжение родовых путей рефлекторно приводит к усилению секреции гормона передней доли гипофиза — пролактина. У коз-отказниц уровень гормона пролактина в крови ниже, чем у коз-аналогов с хорошо выраженной материнской доминантой. Мелкие неонатанты не обеспечивают должной стимуляции рецепторов влагалища и, соответственно, секреции пролактина у роженицы, в отличие от крупных козлят, рождение которых сопровождается сильным растяжением свода шейки матки и влагалища и выбросом в кровь самки больших количеств пролактина.

A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) сообщают об отказах некоторых первотелок от своих телят. Обычно отелившаяся корова способствует новорожденному теленку оставаться рядом с матерью и облегчает ему доступ к соскам. Однако на практике при отелах животноводы периодически наблюдают агрессивные действия первотелок по отношению к своему детенышу. Эти действия могут носить характер прямой агрессии (удары рогом или копытом) или выражаться в уклонении от новорожденного, который пытается захватить сосок матери. По мнению наблюдателей, нарушение материнского поведения распространено у телок, которых в возрасте до 8 месяцев содержали изолированно от других животных. Изолированное выращивание телят приводит к нарушению развития их психики, что у самок после первых родов находит выражение в форме частичной деформации или полного отсутствия материнского поведения.

Однако ненормальное отношение первотелок к своим телятам возникает и в другой ситуации. При групповом содержании первотелок новотельная корова не облизывает своего теленка и не подпускает его к соскам. Но если нетель незадолго до отела изолировали от других взрослых соплеменников, то между матерью и новорожденным складывались гармоничные отношения (Л. К. Эрнст и др., 1973). У коров после вторых и последующих отелов такая проблема не возникает, т. е. временная изоляция на период родов необходима прежде всего первотелкам.

После того как новорожденный будет вылизан, высушен и поднимется на ноги, его мать совершает движения, которые облегчают ему доступ к вымени. Самки разных видов при этом действуют неодинаково. У незрелорождаемых видов локомоции новорожденных несовершенны. Поэтому помощь матери в этом случае более заметна. Роженица ложится на бок и подгребает детенышей себе под брюхо. Кошка часто стаскивает новорожденных котят в одно место и ложится к ним брюхом.

Коровы, овцы, козы и кобылы в этом отношении кажутся пассивными. Однако принимая неподвижную позу, роженицы облегчают новорожденным задачу ориентации в незнакомой обстановке и облегчают им путь к соскам. Жвачные и лошади, если рожают в положении лежа, то после выхода неонатанта из родовых путей поднимаются на ноги, чем облегчают жизнь новорожденного. Действия детеныша в данной ситуации начинаются с поисково-исследовательского поведения методом проб и ошибок. Сориентировавшись на запах секрета молочной железы, новорожденный проявляет положительный хемотаксис, т. е. начинает движение к вымени, отыскивает и захватывает сосок. Поэтому неподвижность матери способствует успеху детеныша. Однако если действия новорожденного не имеют положительного результата, самка поменяет свое положение.

Характер первых взаимодействий новорожденного и матери у свиней имеет специфику. Свинья рожает в положении лежа на боку. Роды у свиньи занимают продолжительный промежуток времени — до нескольких часов. Поросята же появляются на свет по одному. Однако специальных дополнительных действий, ориентированных на неонатантов, свиноматка не предпринимает. Положение роженицы во время родов в данном случае является и оптимальным положением свиноматки при кормлении поросят. Высокая подвижность новорожденных и неподвижность матери гарантируют результативность действий поросят. Обычно нормальные и здоровые поросята быстро отыскивают соски и начинают сосать уже через несколько минут после рождения.

Взаимодействия между матерью и неонатантами сразу после родов способствуют формированию между ними прочных связей. Эти связи приобретают особую силу, если новорожденные вокализируют,

трутся о мать, толкают ее, захватывают ртом ее соски. Последнее (прямые физические контакты) имеют не меньшее значение в развитии материнской доминанты, чем химический, акустический или зрительный импринтинг. Очевидно, что механическое воздействие новорожденного на роженицу востребовано ею. После таких контактов у самки снижается уровень тревоги, беспокойства. Сосание же новорожденного доставляет ей удовольствие, что убедительно демонстрирует свинья. Признаки удовольствия у свиноматки с сосущими поросятами проявляются в вокализации удовольствия, развитии дремотного состояния, полной расслабленности тела.

Важность ранних постнатальных контактов матери со своими детенышами подчеркивают опыты по отделению новорожденных от матери в разные сроки после рождения. Так, если отделить ягненка от овцематки через 30 минут после родов (а за это время самка успевает вылизать новорожденного), то мать узнает и принимает его после 8-часового перерыва.

Однако отделение ягненка или козленка от матери сразу после выхода неонатанта из родовых путей приводит к тому, что самка не узнает и отказывается принять своего детеныша даже после его часового отсутствия. Отдельные матки не принимают своих козлят уже после 30-минутной разлуки.

Овцы и козы подпускают к себе только собственных ягнят и козлят. Чужих детенышей такого же возраста они прогоняют. Это подтверждает наличие чувствительного периода импринтирования самок на своих новорожденных детенышей, который ограничен первыми часами после родов. Процесс запечатления происходит и в последующие часы и дни. Однако эффективность импринтирования в следующее за критическим периодом время существенно ниже. В специальных экспериментах от коз и овцематок отделяли козлят и ягнят спустя 2–12 часов после родов. После этого маток содержали совместно с чужими козлятами и ягнятами. В первые дни матки не подпускали к себе молодняк. Тем не менее в среднем через 10 дней матки приняли чужих сосунов. Процесс усыновления происходил и тогда, когда овцематкам подсаживали козлят, а козоматкам — ягнят. Интересно, что когда у козы отнимали козленка сразу после родов, в последующее время у нее не развивалось материнское поведение ни по отношению к своему детенышу, ни к чужим козлятам. При пятиминутном контакте козы со своим новорожденным козленком сразу после окота и последующее их разделение давало возможность экспериментаторам восстановить материнское поведение, направленное на чужих козлят, но не позже, чем после 3-часового перерыва.

Результаты описанных экспериментов относятся к молодым самкам, имевшим единственную беременность. В аналогичных опытах козы и овцематки старших возрастов не проявляли такой категоричности в отношении к чужим козлятам и ягнятам и при отделении новорожденных быстро принимали на воспитание чужих детенышей.

Специалисты считают, что механизм формирования материнского поведения у овец и коз сразу после родов базируется исключительно на химическом импринтинге. Если новорожденных вымыть через несколько часов после родов, а затем вернуть матери, то она не узнает своих детей. По данным G. Alexander et al. (1983), 55% овцематок, остававшихся со своими ягнятами в течение первых 3 дней, после изоляции ягнят на 40–48 часов не были способны распознать своих детей. Причина неузнавания матерью собственных детенышей заключалась в изменении их запаха.

Материнская мотивация при отсутствии контактов между роженицей и неонатантом не проявляется в полном объеме и довольно скоро вовсе пропадает. В отсутствие подкрепляющего стимула — теленка — у молочных коров элементы материн-

ского поведения проявляются только на протяжении 2–3 дней. Если же теленок остается с матерью на 24 часа, а затем изолируется от нее, то у коровы материнское поведение наблюдают в течение 5 дней. При возможности она переадресует свою заботу на чужих телят. Замечено, что материнская доминанта у коровы с двойней слабее, чем при рождении одинцов.

У овец сила материнской мотивации положительно коррелирует с настойчивостью ягненка в его желании захватить сосок и отрицательно с агрессивностью самой матки. Поэтому применение транквилизаторов, подавляющих агрессию, способствует активизации материнской доминанты и обеспечивает прием чужого ягненка маткой, если она потеряла собственного ягненка. Но транквилизаторы не дают эффекта усыновления чужого детеныша при наличии у овцы собственного ягненка.

После того, как между роженицей и неонатантом установилась прочная связь, самка на протяжении нескольких месяцев демонстрирует полный комплекс поведенческих элементов, объединяемых в понятие «материнское поведение». Ослабление связи мать–дитя, развивающееся по мере роста самостоятельности ее детеныша, приводит к ослаблению и материнской доминанты. В конце концов их отношения переходят в разряд конфликта.

Материнская доминанта изменяет поведение самки разных видов домашних животных по отношению к человеку. У самок прирученных диких животных после родов появляются элементы дикости.

У самок всех видов через несколько дней общения с новорожденными возникает устойчивое стремление постоянно оставаться с ними. У всех видов материнская доминанта находится под одинаковым влиянием самки и детеныша. Самка ориентирована на защиту детеныша от представителей своего вида, животных других видов и от человека.

У всех одомашненных видов некоторая часть самок после родов проявляют ненормальное поведение. Чрезмерную агрессивность к обслуживающему персоналу демонстрируют некоторые свиноматки. Уровень агрессии у них может достичь такого напряжения, что переходит в каннибализм. В этих случаях необходимо назначение седативных лекарственных препаратов.

У многих видов животных самки после успешных родов, груминга и первого кормления покидают детеныша, предварительно запрятав его в укрытие. Так поступают не только незрелорождаемые виды (кошки, собаки), но жвачные животные, детеныши которых уже через несколько часов способны успешно следовать за матерью. Данное поведение самки в постнатальный период характерно для коз, овец и крупного рогатого скота при вольном содержании на пастбище. Периодически матка возвращается и кормит новорожденного, после чего вновь покидает его на некоторое время. В отсутствие матери детеныш (козленок, ягненок или теленок) остается лежать в укрытии (в кустах, густой и высокой траве или под навесом) и никак не выдает своего присутствия.

По сообщению A. F. Fraser и D. M. Broom (1997), самки жвачных животных при вольном содержании склонны синхронизировать роды и образовывать специальные территории для их скрытного проведения. После родов детеныши некоторое время остаются в укрытии группами. Так поступают полудикие коровы. Причем они способны настолько хорошо запрятать теленка, что его долгое время не может отыскать и пастух. При этом новотельная корова скрытно отделяется от стада и незаметно покидает логово, в котором спрятан теленок. Как правило, место, в котором запрятан новорожденный, находится на расстоянии нескольких сот метров от расположения стада и не является привлекательным для соплеменников роженицы.

Наибольшее стремление прятать новорожденных проявляется у домашних коз. Через 15–26 часов после рождения козлята

сами стремятся изолироваться и спрятаться от своих соплеменников, когда у них имеется такая возможность. Они остаются в уединении от 4 до 7 дней, прежде чем присоединятся к стаду. Козоматка при этом пресекает их попытки следовать за ней и старается держаться от козлят на достаточном удалении, вливается в основную группу сородичей. Поэтому в отношениях мать–дитя инициирование двигательной активности и сосания козленка ложится в этот период на мать.

Поведение кобылы в этом отношении представляет полную противоположность поведению самок жвачных животных. Если связь между кобылой и новорожденным жеребенком установилась, то кобыла ни за что не оставит его в одиночестве. В свою очередь, и жеребенок будет постоянно следовать за матерью.

Не переносят разлуки со своими детенышами и свиньи в ранний постнатальный период.

Кормление детеныша как по взаиморасположению матери и детеныша, так и по набору локомоций обоих, представляется видотипичным поведением. Однако здесь допустимы и некоторые обобщения. Например, самки малоплодных видов животных кормят детенышей в положении стоя. При этом и сосуну приходится стоять на ногах и изгибать шею, для того чтобы захватить сосок.

Самки многоплодных видов для кормления ложатся на бок и расслабляются. Сосуны, захватив сосок, также остаются в положении лежа. Изредка встречаются свиноматки, которые кормят в положении стоя. У свиноматки молозиво в первые часы после опороса выделяется постоянно. Поэтому поросята, которые появились на свет первыми, переползают от одного соска к другому и наедаются в полном соответствии со своими потребностями. Последние поросята, появившиеся на свет позже других, при большом размере помета могут из-за этого оказаться обделенными. Однако обычно 14 сосков хватает для всех поросят малого и среднего по численности помета. Тем не менее существует зависимость выживания поросят от времени (очередности) их рождения. Исследования показали, что из числа поросят, родившихся первыми, вторыми и третьими, до 21-го дня выживают 92%. Среди поросят, родившихся по счету десятыми-двенадцатыми, — только 74% остаются в живых к трехнедельному возрасту, если не принять специальных мер (В. И. Комлацкий, 2005).

Через 10–12 часов после родов выделение молозива у свиноматки синхронизируется по всем молочным железам и приобретает характер циклического процесса. Свинья, настроенная на кормление поросят, издает характерное хрюканье, после чего молоко становится доступным для высасывания из всех молочных желез. Отделение молока у свиноматки продолжается недолго, 10–25 секунд, и повторяется через 50–60 минут.

В случаях, когда свиноматка кормит поросят в положении стоя, ее молочная продуктивность бывает недостаточной для насыщения поросят. Предполагают, что сосание в положении стоя не обеспечивает необходимой нервной стимуляции процесса молокоотдачи.

Самки домашней собаки и домашней кошки в первые сутки кормят детенышей очень часто. Интервал между сосаниями составляет менее 60 минут. Но уже спустя 3–5 дней интервалы между кормлениями существенно увеличиваются.

Существует точка зрения, что сосание — это не только способ удовлетворения голода у детеныша, но и средство обеспечения комфортного состояния матери и сосуна. Когда детеныш проявляет признаки беспокойства или недомогания, мать инициирует процесс сосания и детеныш успокаивается. Ягнята и козлята при внезапном испуге бегут к матери и начинают сосать. В опасной ситуации кошка-мать затаивается и стимулирует процесс сосания. При этом котята замолкают, что снижает вероятность их обнаружения.

В целом материнское поведение — это сложное явление, которое развивается у самки под влиянием внутренних и внешних стимулов. Наблюдения за самками разных видов свидетельствуют, что материнское поведение развивается в процессе онтогенеза самки — усложняется от родов к родам. Материнское поведение самок зависит и от социальных факторов. Так, материнское поведение высокоранговых самок в большей мере обеспечивает потребности детеныша, чем материнское поведение низкоранговых самок в группе. В отаре овец низкоранговые животные имеют ограниченные пищевые ресурсы, чаще других самок попадают в стрессовые ситуации. Поэтому они имеют худшие кондиции, более низкую молочную продуктивность, не в полной мере обеспечивают своего ягненка молоком и комфортными условиями жизни в целом. Все это сказывается в конечном счете и на состоянии и адаптивных способностях ее детеныша.

Таким образом, активизация материнского поведения в перинатальный период происходит под влиянием внутреннего состояния самки, факторов внешней среды и поведения неонатанта.

15.4. ПОВЕДЕНИЕ НОВОРОЖДЕННОГО

В пределах класса птиц и млекопитающих выделяют две группы животных: незрелорождаемых и зрелорождаемых. Применительно к птицам используют термины «выводковые» и «птенцовые» виды. Принципиальное отличие между животными этих двух групп заключается в разном уровне зрелости физиологических систем новорожденного. У зрелорождаемых видов (выводковых птиц) новорожденный появляется на свет с более развитыми сенсорными системами зрения, слуха, обоняния, а также опорно-двигательным аппаратом, позволяющим детенышу самостоятельно передвигаться сразу после рождения. Детеныши незрелорождаемых видов (птенцовые в классе птиц) появляются на свет недоразвитыми: слепыми, глухими, с неразвитой терморегуляцией тела. Кроме того, у незрелорождаемых детенышей не развит опорно-двигательный аппарат и центральные механизмы регуляции движений. Поэтому они практически не способны к локомоциям.

Зрелорождаемые млекопитающие быстро (в течение первого часа жизни) адаптируются к новой среде обитания. По завершении родового процесса они способны следовать за матерью, самостоятельно находят сосок. Зрелорождаемые неонатанты вскоре после рождения устанавливают социальные связи со своими соплеменниками и приобретают необходимый личный опыт.

Принадлежность к той или иной группе предопределяется биологией вида. Явление незрелорождаемости свойственно плотоядным животным, ведущим хищный образ жизни. Беременность самки заметно ограничивает ее физические возможности и результативность пищедобывания в форме охоты. Если самка вынашивает плод продолжительный срок, а плод при этом достигает больших размеров, то ее скоростные и силовые возможности резко снижаются. При этом ставится под угрозу не только успех репродукции, но и сама жизнь самки и, следовательно, существование популяции и вида. Поэтому самки хищных животных имеют укороченную беременность, во время которой плод и околоплодные оболочки не достигают тех размеров и массы, как у зрелорождаемых животных. Это дает возможность самкам хищных животных оставаться активными (и сытыми) до конца беременности. Платой за это служит появление на свет недоразвитого потомства, которое требует к себе дополнительного внимания.

Справедливости ради следует сказать, что незрелорождаемые виды имеются и среди мирных животных, например грызунов, приматов.

Просматривается связь между степенью зрелости неонатантов и многоплодием вида. Зрелорождаемые виды млекопитающих являются малоплодными и производят на свет 1–2 детеныша (редко больше). Незрелорождаемые виды являются чаще всего многоплодными и производят на свет 6–8 детенышей. Однако это крайние точки зрения. Приматы являются малоплодными животными и, тем не менее, у них рождается 1–2 слаборазвитых детеныша. С другой стороны, свиньи могут иметь в помете свыше десятка зрелых поросят.

Поведение новорожденного имеет большое значение для его собственного состояния в постнатальный период и для стимулирования паттернов материнского поведения у роженицы. Стратегические цели новорожденного и матери совпадают. Они заключаются в том, чтобы обеспечить безопасность и создать условия для быстрого развития неонатанта.

Особенности поведения новорожденных разных видов животных должны четко представлять себе все лица, которые обеспечивают уход за домашними животными. В недалеком прошлом в скотоводстве, овцеводстве и свиноводстве нашей страны гибель молодняка в отдельных хозяйствах достигала 70%. И в значительной степени причина этого ненормального явления заключалась в неумелых действиях обслуживающего персонала, который плохо знал особенности поведения новорожденных и их потребности. Только зная особенности поведения новорожденных, особенности поведения рожениц разных видов, специалист может обеспечить потребности и тех, и других и создать адекватные этим потребностям условия содержания животных в перинатальный период.

В перинатальный период и самка, и особенно новорожденный являются предельно уязвимыми. После рождения детеныш попадает в среду, которая резко отличается от той, в которой протекала его предыдущая жизнь. В утробе матери он был защищен от окружающей среды и ни в чем не испытывал недостатка, так как имел единую с матерью систему кровообращения. Первые минуты после рождения неонатант находится в особом состоянии, физиологические основы которого еще плохо изучены. Неясно его психическое состояние в этот миг жизни. Показателем того, что он выходит из состояния эмбриогенеза и приходит в сознание, служат движения ушей (у новорожденных зрелорождаемых видов) и подъем головы. Если в первые минуты после родов этого не происходит, жизнеспособность неонатанта вызывает большие сомнения.

После рождения на детеныша начинают воздействовать незнакомые стимулы среды. Это жесткий субстрат, на котором он оказался сразу после выхода из родовых путей. Это свет, звуковые сигналы, запахи, воздушная атмосфера и более низкая температура новой среды обитания. Все в окружении незнакомо новорожденному, за исключением, может быть, голоса матери и запаха амниотической жидкости.

Новорожденный сразу же приступает к исследованию этой новой среды, т. е. он воспринимает по мере своих физиологических возможностей все эти раздражители и пытается сориентироваться в новых для себя условиях, адаптироваться и подготовиться к дальнейшей жизни.

Исследование среды и ориентация в новых условиях — это первые поведенческие проявления новорожденного. Эти поведенческие реакции имеют однозначную направленность — отыскать собственную мать, поскольку в природе без матери он обречен на гибель. Найти и установить прочную связь с матерью — это единственный способ преодолеть собственную беспомощность и выжить в первоначально враждебной для него новой среде.

В случае со зрелорождаемыми животными особое влияние на формирование взаимоотношений между матерью и новорожденным оказывает характер двигательной активности самого неонатанта сразу

после его появления на свет. A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) выделяют четыре типа движений неонатанта, которые развиваются последовательно. Это *координирующие движения в положении лежа, переход из положения лежа в положение стоя, передвижения за счет перешагивания, ориентация в пространстве и ответы на стимулы внешней среды.*

Непосредственно после рождения детеныш буквально вываливается из родовых путей самки. Некоторое время он остается неподвижным, вытянувшись в положении лежа. Первые минуты на новорожденного давит сила земного притяжения. В утробе матери в пренатальный период плод не испытывал на себе воздействия земного притяжения. Окруженный околоплодными водами, он находился в состоянии, близком к тому, что космонавты испытывают на околоземной орбите. В первые минуты жизни новорожденный адаптируется к земному притяжению. Зрелорождаемые детеныши довольно быстро справляются с новыми условиями. Буквально через несколько минут неонатант начинает поднимать голову и шею. Затем он пытается совладать с передними конечностями, разгибая и сгибая их. Новорожденный переваливается с одного бока на другой. При этом, вероятно, происходит активизация мышц позвоночника и туловища в целом. Далее в работу включаются задние конечности. Детеныш распрямляет их в попытке подняться. Но в конечном счете ему удается лишь привалиться (сесть) на правую или левую ляжку. При этом голова у него качается из стороны в сторону, а повисшие ушные раковины у многих видов постепенно принимают вертикальное положение.

Все эти внешне неловкие движения неонатанта имеют исключительно важное адаптивное значение. Детеныш начинает чувствовать свое тело и ориентироваться в новом незнакомом пространстве. Поднятая голова, шея и позвоночник формируют подобие арки в одной плоскости. И такое положение новорожденного является наиболее удобным для того, чтобы попытаться встать на все четыре конечности, а у матери стимулирует процесс груминга.

Вторая фаза развития двигательной активности новорожденного приводит к тому, что ему удается встать на ноги. Детеныши жвачных животных вначале распрямляют задние конечности и становятся на них и лишь затем поднимаются на передние конечности. Жеребята вначале выпрямляют передние ноги, поднимают переднюю часть тела и в конце фазы становятся на задние конечности. Однако это происходит не сразу. Как правило, успешному закреплению на всех четырех конечностях предшествует несколько падений неонатанта. На этой фазе развития локомоций можно наблюдать промежуточные положения детеныша, когда ему удается лишь частично подняться на одну пару конечностей. При этом телята, ягнята и другие жвачные удерживают равновесие, стоя на запястных суставах и выпрямленных задних ногах. У жеребят промежуточное положение имеет другой вид в силу другой последовательности развития рефлекторного мышечного напряжения. У них напряжение мышц головы и шеи сопровождается сокращением мышц передних конечностей. Поэтому для первых попыток жеребенка встать на ноги характерна «сидячая» поза с поднятой головой, шеей и выпрямленной одной или двумя передними конечностями.

При первом успешном подъеме на все ноги для жеребят, ягнят, козлят и других копытных характерной особенностью является стойка на широко разведенных ногах. Такое положение неонатанта оправдано с точки зрения физики. Детеныши жвачных животных, лошадей и близких к ним видов рождаются с непропорционально длинными конечностями. Из-за этого центр тяжести тела жеребенка или козленка оказывается на большой высоте, а вектор центра тяжести легко выходит за площадь опоры. Для поддержания

устойчивого равновесия животным необходимо удерживать тела от смещений за пределы площади опоры, что новорожденному с плохой координацией движений сделать крайне сложно. Поэтому остается другой путь: увеличить площадь опоры и понизить центр тяжести тела. Именно так поступают неонатанты, широко раздвигая передние и задние конечности. По мере развития координации движений новорожденные уменьшают площадь опоры тела в ряде случаев до минимума — суммарной площади копыт.

Как только новорожденному удается закрепиться в положении стоя на четырех ногах, он непременно предпримет попытку совершить первые шаги. Причем первая попытка может оказаться неудачной и привести к падению. Но уже ничто не остановит детеныша от повторения этих попыток. И в конце концов он совершит свою первую локомоцию, которая будет выглядеть как четырехтактный шаг. Эти движения будут неуверенными, что усугубляется наличием *эпонихии*, или коллагенового чехла, на копыте новорожденного. В утробе матери эта ткань выполняла защитную роль — предохраняла околоплодные оболочки от повреждения копытом плода при его движениях. Мягкая эпохиальная ткань довольно быстро разрывается. Копыта освобождаются от нее в результате первых шагов неонатанта. Однако из-за этой ткани первые шаги новорожденного существенно усложняются. Бытует точка зрения, что именно неуверенные, плохо координированные первые шаги детеныша востребованы его матерью. Эти несовершенные локомоции новорожденного привлекают ее внимание. Они ее беспокоят. В целом, чем сильнее отличается поведение новорожденного от поведения взрослого животного, тем быстрее и прочнее устанавливается связь между матерью и ее детенышем.

Для новорожденного важнейшей задачей является ориентация в пространстве. Однако на этом поприще его подстерегают трудности. Детеныши незрелорождаемых видов появляются на свет слепыми и глухими. Для зрелорождаемого неонатанта характерно состояние *миопии*, или близорукости. Поэтому новорожденные подавляющего большинства видов в первые минуты и часы жизни полагаются прежде всего на хорошо развитые у всех неонатантов органы обоняния. Исследовательское поведение новорожденного ориентировано на мать. Вытянув шею и голову, детеныш приступает к поиску своей матери. Как правило, она оказывается в этом момент рядом с ним. В распознавании матери участвует зрение, обоняние и тактильная сенсорная система новорожденного.

В процессе ориентации новорожденного мать не остается пассивной (рис. 124). Самка подставляет свое брюхо, как это имеет место у свиней, собак и кошек, или занимает положение стоя и подставляет новорожденному заднюю часть тела, как это происходит у лошадей, коз и овец. В любом из этих случаев ориентировочное поведение новорожденного направлено на поиски материнского соска.

Уже через 15–50 минут жеребенок отыскивает сосок матери и начинает сосать. По данным M. Rogalski (1973), при сосании жеребенок занимает строго определенное положение по отношению к матери. Он стоит, повернувшись задом к голове кобылы (рис. 125).

Такое взаиморасположение новорожденного жеребенка и кобылы обязательно для послеродового периода. Вероятно, при таком положении кобылы и жеребенка происходит обратный химический импринтинг, т. е. импринтинг матери на новорожденного. При сосании кобыла обнюхивает зад жеребенка и узнает его по специфическому одоральному портрету. Позже жеребенок будет подходить к матери под любым углом.

Через 4 часа после родов жеребенок уже уверенно стоит на ногах и способен следовать за матерью.

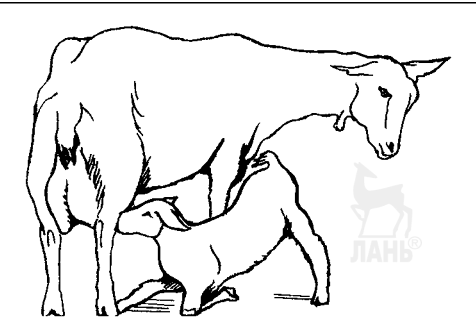


Рис. 124
Взаимное расположение козы и козленка-сосуна

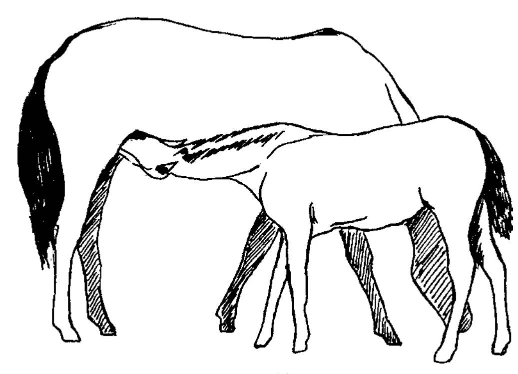


Рис. 125
Взаимное расположение жеребенка и кобылы при сосании

Важно отметить, что в случае, если новорожденному не удается отыскать материнский сосок в первые часы жизни, ориентировочно-поисковое поведение неонатанта начинает затухать. И все последующие попытки выглядят более слабыми. Искусственно восстановить поисковую активность новорожденного довольно трудно. Однако в случае, когда новорожденному удается быстро найти материнский сосок и начать сосать молозиво, все последующие поисковые действия детеныша становятся более активными и настойчивыми. В этой ситуации процесс сосания выступает в качестве положительного подкрепления, стимулирующего дальнейшее развитие данного стереотипа поведения детеныша.

С другой стороны, процесс сосания укрепляет материнскую доминанту. Механическое раздражение соска при сосании стимулирует у самки выделение гипофизом гормона пролактина, который помимо общеизвестной стимуляции лактопоэза на уровне молочной железы имеет отношение и к активизации структур самого гипоталамуса, отвечающих за возникновение у роженицы стереотипов материнского поведения.

Заканчивается первый опыт общения новорожденного со своей матерью тем, что он насыщается, устает и засыпает. В свою очередь, сон новорожденного после сосания указывает на нормальную молокоотдачу и на то, что новорожденный насытился. До этого момента жизнь неонатанта протекала с предельным напряжением его слабеньких сил. Он утомился в борьбе за выживание и нуждается в отдыхе. Поэтому сон новорожденного в данной ситуации является логическим завершением первых минут или часов его жизни после рождения.

Таковы общие соображения о поведении неонатантов. Однако разные виды животных обладают существенными этологическими особенностями, которые проявляются с первых минут их жизни. Поэтому далее мы рассмотрим некоторые видовые особенности поведения новорожденных.

Жеребята. Обыкновенно у жеребят уходит 30–50 минут на то, чтобы научиться стоять на ногах. Однако исследователи поведения новорожденных сообщают, что скорость и время адаптации к новой среде обитания у жеребят после рождения существенно различаются в зависимости от породной принадлежности, условий содержания и прочих факторов. Отмечается, что в отдельных случаях жеребята начинают ловко сосать уже спустя 15 минут после рождения. Известны случаи, когда сосание начиналось лишь спустя 2 часа после рождения жеребят.

После рождения жеребенок затрачивает в среднем от 3 до 5 попыток встать на ноги, прежде чем примет устойчивое положение на четырех конечностях. Жеребятам пони это удается сделать в течение

Таблица 23

Хронология развития активных действий у новорожденного жеребенка

Вид активных действий жеребенка	Время после рождения, мин	Вид активных действий жеребенка	Время после рождения, мин
Поднятие головы	1–5	Первая попытка захватить сосок	30–55
Вытягивание позвоночника	3–5	Первая дефекация	60
Первая попытка встать на ноги	10–20	Первое мочеиспускание	90
Первая удачная попытка встать на ноги	25–55	Первое засыпание	90–120

32 минут. Для чистокровных скаковых лошадей крайними значениями считают 40 и 90 минут. У жеребят чистокровной верховой породы бывают случаи, когда новорожденный поднимается позже, чем через два часа после рождения. Это происходит с крупными жеребятами (свыше 70 кг) и считается отклонением от нормы, поскольку такие жеребята демонстрируют пониженную общую резистентность и часто погибают в раннем возрасте.

В поведении жеребят этого периода развития A. F. Fraser выделяет несколько стереотипов[90]. В обобщенном виде последовательность активности новорожденного характеризует таблица 23.

Жеребята появляются на свет с относительно хорошо развитыми сенсорными системами. Поэтому в репертуаре их активного поведения большую долю времени занимает исследовательское поведение. Первым объектом их исследовательского поведения служит собственная мать. Затем они подвергают изучению землю в непосредственной близости, далее их внимание распространяется на траву (если кобыла с жеребенком находятся на пастбище), стены помещения или ограждение манежа. Жеребята исследуют окружение при помощи обоняния, зрения, органов вкуса и тактильных рецепторов. Жеребенок, заметив незнакомый объект, приближается к нему, тщательно обнюхивает, исследует его при помощи губ с вибриссами и языка. В результате детального анализа окружения и расположенных поблизости объектов жеребенок получает информацию, на основе которой у него формируется представление о матери, о «доме» и безопасной среде обитания.

Однако первые активные действия жеребенка направлены на поиски соска матери. Те жеребята, которые быстро поднимаются на ноги, раньше начинают сосать. В первые 2–3 дня жизни жеребята сосут с интервалом менее 60 минут. В шестимесячном возрасте жеребенок сосет уже не более 10 раз за сутки.

В недельном возрасте жеребята, подражая матери, начинают ртом захватывать траву и сено. Однако в этом возрасте поедание корма с земли представляется трудной задачей для жеребенка. При короткой шее и длинных ногах жеребенок не способен, как это делают старшие, одновременно шагать и щипать траву. Чтобы достать ртом до земли, жеребенку приходится сгибать передние конечности и становиться на «колени» (запястные суставы) или широко расставлять передние конечности. К трехмесячному возрасту жеребята при содержании лошадей на пастбище затрачивают около 15 минут в час на поедание травы.

Несмотря на то что уже в первые часы жизни жеребята активно изучают окружающую их среду, все-таки первые дни и недели жизни *большую часть суток они остаются в неподвижном состоянии — спят или отдыхают*. В первый день жизни сон у них занимает около 18 часов. В те-

[90] *Fraser A. F.* The Behaviour of the Horse. CAB International. Wallingford, UK, 1992.

чение второй и третьей недель жизни сон в бюджете поведения жеребенка составляет примерно 12 часов. Для сна жеребенок ложится на бок и вытягивает шею и конечности. В возрасте старше шести месяцев жеребята изменяют позу, в которой спят. Интенсивное развитие грудной клетки и легких в этом возрасте приводят к тому, что подросший жеребенок не может занять плоское боковое положение. Поэтому в большей степени жеребята этого возраста для сна ложатся на бок и заваливаются на спину.

При групповом содержании кобыл с жеребятами последние объединяются в подростковые группы и предпочитают устраиваться на отдых и сон в одно и то же время всей группой.

В первые месяцы жизни жеребенок неразлучен со своей матерью, остается рядом и постоянно следует за ней. Поэтому в начале игрового периода жеребенок использует собственную мать в качестве партнера по играм. Игра с матерью начинается с того, что жеребенок пощипывает ее за ногу или гриву. Когда кобыла реагирует на его действия, жеребенок резво отскакивает от нее на несколько метров. Первые недели жизни жеребенок остается близоруким. Поэтому в процессе игры он налетает на окружающие препятствия, которые плохо различает и часто падает.

Повзрослевший жеребенок может играть, оставаясь в одиночестве, но при возможности он охотно вступает в контакт и с другими жеребятами того же возраста. Игровая активность способствует развитию координации движений, мышечной силы, ловкости и подвижности в целом. Двигательная активность молодняка развивает и нервную систему с центральными механизмами сенсорных систем. Коллективная игра обеспечивает условия для формирования навыков социального общения животных.

В процессе игр жеребята бегают, скачут, взбрыкивают задними конечностями, встают на дыбы, подражают взрослым лошадям в части действий агрессивной и сексуальной направленности. Жеребята способны и к манипулированию предметами, для чего используют палки, камни и прочее.

В целом игровое проявление жеребчиков и кобылок одинаково. Тем не менее, в группе жеребят можно выделить половые особенности в игровом поведении самцов и самок. Так, жеребчики более активны и подвижны по сравнению с кобылками того же возраста. Жеребчики предпочитают однополую компанию с интерактивными играми. Они моделируют агрессивные взаимодействия (драки), а также отрабатывают технику садки друг на друга.

Кобылки любят взрывные непродолжительные галопы и демонстрацию других более медленных аллюров. У кобылок в поведенческом репертуаре много позированных гротесковых стереотипов.

Телята. Поведение телят раннего постнатального периода детально изучено и описано профессором Кембриджского университета D. M. Broom (1981, 1982; 1997). Сразу после появления на свет теленок подвергается интенсивному вылизыванию со стороны матери. В процессе груминга корова языком и носом переворачивает теленка с одного бока на другой. Активный груминг коровы стимулирует у теленка ответную активность. Он начинает предпринимать попытки встать на ноги. Однако ему это удается сделать не ранее, чем через 30–60 минут.

Первая стойка теленка выглядит несуразной. Он стоит, раскачиваясь на широко раздвинутых в стороны ногах с опущенными плечами и вытянутой вперед шеей и аркообразной спиной. В своих следующих попытках теленок старается привалиться к чему-то вертикальному: задней конечности своей матери, к вертикальному борту кормушки или даже к стене помещения, в котором он находится. Теленок ищет опору на уровне своего носа. Особенно активно этот стереотип ориентировочно-исследовательского поведения

неонатанта проявляется при наличии вертикальной опоры в сочетании с горизонтальной плоскостью на уровне его холки. Обычно такие условия предоставляет теленку мать. Имеется в виду ее задняя конечность и живот. В искусственных условиях сходный стимулирующий двигательную активность неонатанта эффект дает обычный стол с крышкой, расположенной на высоте примерно 75 см.

Место, в котором соединяется вертикальная и горизонтальная плоскости, особенно привлекательно для новорожденного теленка. Такое поведение новорожденного имеет глубокий биологический смысл. Именно в месте сочленения этих плоскостей у коровы находится вымя, т. е. данная поисковая активность теленка генетически запрограммирована на поиск материнского соска. Причем оказалось, что новорожденный теленок распознает не любую молочную железу, а только слабо развитую молочную железу с маленькими сосками, т. е. такую железу, которой обладали самки диких предков современных домашних животных.

Обследуя вертикальную и горизонтальную поверхности, теленок облизывает и пытается сосать все, что ему попадается на пути. Естественно, что, попав на сосок, теленок захватывает его и начинает сосать. После этой результативной попытки мотивация исследовательского поведения теленка заметно затормаживается.

Иногда поиск новорожденного направляется в сторону передней конечности коровы. Вследствие этих ошибочных действий время поисковой активности неонатанта затягивается. По наблюдениям S. A. Edwards (1982), примерно половина телят от коров с тремя и более отелами не могут отыскать сосок своей матери в течение 6 часов после рождения. Причина этого кроется в том, что у старых коров вымя и соски имеют большие размеры и обвисшую форму. Даже наткнувшись носом на такое большое вымя, теленок продолжает искать сосок. Очевидно, что молочная железа как врожденно узнаваемый признак для теленка должна быть маленькой, т. е. такой, как у предков современного домашнего скота, например коров европейского тура. Гипертрофированное вымя с большими сосками коров современного молочного скота для теленка не является врожденно узнаваемым признаком.

Это предположение подкрепляется и тем фактом, что телята первотелок со слабо развитой молочной железой и сосками малого размера в 80% случаев быстро отыскивают материнский сосок и начинают сосать молозиво. Однако если у первотелки большие соски и отвисшее вымя, поиски теленком заветного соска затрудняются.

Возможны и другие обстоятельства, в которых поиск соска и потребление новорожденным молозива может затянуться или не произойти вовсе. Так, при рождении от коровы двойни поисковая активность телят, скорее всего, будет очень слабой. Во всяком случае, на поиск материнского соска даже активные двойняшки затрачивают в 2–3 раза больше времени по сравнению с телятами-одинцами (J. L. Owens et al., 1985).

Другая проблема возникает вследствие того, что корова-роженица недостаточно эффективно вылизывает теленка, не стимулирует его к активным действиям или оставляет его одного в укромном месте (при вольном содержании) на длительное время. Во всех этих случаях развивается торможение поисково-исследовательского поведения неонатанта. Более того, у него задерживается мочеиспускание и дефекация, что приводит к дополнительным проблемам.

В норме в первые дни жизни телята сосут до 10 раз в сутки. Со временем кратность сосания сокращается. Однако на частоту сосания оказывают влияние дополнительные факторы — молочная продуктивность коровы, ее рацион и физическое состояние. К шестимесячному возрасту кратность сосания телят составляет 3–

6 раз. Причем наиболее активно телята сосут после ночного перерыва — на рассвете. Кроме этого, при возможности теленок подходит к матери еще и поздним утром, в послеобеденное время, а также в полночь.

Этот ритм питания следует задавать телятам и при искусственном выпаивании из сосок. При сосании телята стараются расставить задние ноги и привалиться телом к стене. При сосании материнского соска теленок именно так и поступает: прислоняется тазом к материнскому боку.

При групповом содержании телят и искусственном их выпаивании неудовлетворенность сосательного поведения приводит к тому, что телята лижут и сосут друг друга, нанося при этом серьезные повреждения кожи. Воспаленные ушные раковины и препуциальный мешок у телят молочного периода являются следствием именного взаимного сосания.

Взаимное сосание телят отрицательно влияет на их состояние. В зимнее время мокрые от сосания уши могут обмерзать. Воспаленный препуций создает затруднения телятам при мочеиспускании. Кроме того, сосание препуциального мешка часто приводит к тому, что сосущий препуций теленок напивается мочи. Последнее обстоятельство сопровождается развитием у сосущего жажды, нарушением пищеварения и водно-солевого обмена.

H. M. Vermeer et al. (1988) сообщают, что частично проблему взаимного сосания телят-молочников снимает предоставление животным поилок соскового типа, заполненных водой. Однако взаимное сосание может оказаться очень стойким стереотипом поведения и переходить в репертуар взрослых животных. Исследования показывают, что в стадах молочного направления продуктивности примерно треть телят и каждая десятая корова склонны к взаимному сосанию. Поскольку взрослые коровы привыкают высасывать большие количества молока у других лактирующих коров, то данная проблема становится экономически заметной. Существует лишь одно радикальное средство борьбы с этим недугом — выбраковка животных с устойчивыми стереотипами патологического поведения. Некоторым фермерам удается отучить телят от взаимного сосания путем их отделения от стада и изолированного содержания в течение нескольких месяцев.

В последние годы объектом пристального внимания животноводов стала практика содержания нескольких телят от разных коров молочного направления продуктивности с одной лактирующей коровой. Проблематичным здесь является лишь поиск коровы-воспитательницы. Дело в том, что корова принимает несколько телят в случае, если у нее еще не произошло обратное импринтирование на своего теленка, т. е. необходимо предъявить телят-сосунов корове сразу после отела в чувствительный для импринтинга период. В литературе сообщается о том, что многие коровы становятся заботливыми няньками в случае, если в новотельный период их содержать совместно с несколькими телятами молозивного периода, предварительно измазанными околоплодными водами данной коровы. Есть сообщения и о том, что корову можно заставить стать приемной матерью нескольких телят, если специально пресекать ее агрессивные действия и помогать телятам в процессе сосания. Эта методика выращивания телят гарантирует их нормальное и более успешное развитие на фоне искусственного выпаивания.

При формировании группы телят-сосунов следует иметь в виду, что если теленок не имел практики сосания в первые семь дней своей жизни, он и не станет сосать приемную мать.

Таким образом, формирование постнатальных ассоциаций крупного рогатого скота, в состав которых входит новотельная корова и теленок (несколько телят), имеет в своей основе общие механизмы. Однако из-за существенных морфофункциональных изменений, возникших у коров в процессе одомашнивания и породообразования,

процесс ассоциирования роженицы и новорожденного может быть затруднительным прежде всего для теленка.

Козлята. Установлено, что новорожденный козленок в качестве врожденно узнаваемого раздражителя, организующего его раннее постнатальное поведение, воспринимает округлую вентрально расположенную поверхность, лишенную волосяного покрова. При обнаружении над собой такого округлого и лишенного волос пятна козленок рефлекторно начинает сосательные движения. В специальных опытах вымя козы камуфлировали шерстью, а на шее у козы закрепляли муляж вымени. В результате козленок переносил свою поисковую активность на переднюю часть тела матери и перемещался в сторону ее шеи, где и демонстрировал сосательные движения.

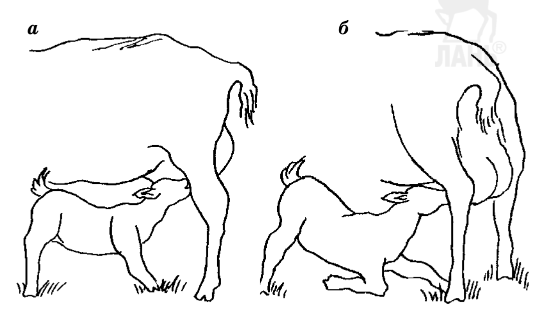
В первую неделю процесс сосания инициирует матка. Она сама отыскивает своего детеныша для кормления. Позже овцы и козы пользуются специальными звуковыми сигналами для призыва своих детенышей.

Козлята быстро адаптируются к обстановке после появления на свет и, как правило, закрепляют за собой сосок одной стороны (левой или правой). И, соответственно, подходят к матери для сосания со «своей» стороны — стороны раннего предпочтения (справа или слева). Установлено, что в случае рождения двойни, начиная с определенного возраста, каждый козленок сосет только со своей стороны. Начиная с двухнедельного возраста козлята-близнецы допускаются к вымени лишь при условии, что они сосут одновременно. Если по какой-то причине под матерью остается лишь один из близнецов в возрасте старше четырех недель, то он использует молоко только из своей половины вымени, несмотря на то что мать не препятствует высасыванию молока из другой половины вымени. Это имеет негативные последствия для матери. Молоко, которое остается в вымени, загнивает. Развивается мастит. При рождении тройни у ягнят и козлят не вырабатывается привязанности к какой-то стороне вымени.

Козлята, в отличие, например, от поросят, после опорожнения молочной цистерны почти не совершают сосательных движений, предназначенных для массирования молочной железы. Как только поступление молока в ротовую полость козленка прерывается, он прекращает сосательные движения. Интересно, что количество поступающего в рот сосуну молока (молозива) положительно коррелирует с частотой колебаний хвоста козленка. Чем интенсивнее движения хвоста, тем результативней процесс высасывания.

Поза сосущего козленка изменяется по мере его развития. В первые дни жизни козленок стоит на прямых ногах при сосании (рис. 126).

В старшем возрасте ему неудобно сосать в положении стоя на прямых ногах. Поэтому при сосании козленок или расставляет передние конечности в стороны, или подгибает одну из конечностей в запястном суставе. Козлята в конце молочного периода уже не помещаются под брюхом матери. Поэтому им приходится при сосании становиться на «колени».



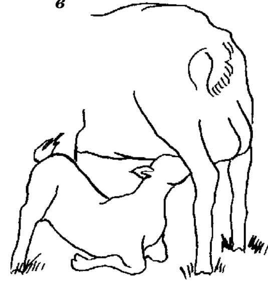


Рис. 126
Поза сосущего козленка в разном возрасте:
а — козленок в возрасте нескольких дней; *б*, *в* — козленок старшего возраста.

При вольном или полувольном содержании коз сразу после родов (не позднее, чем через 24 часа) козленок с матерью покидают место родов. На несколько ближайших дней (от 4 до 7) козленок уединяется и затаивается в укромном месте. Оставаться незамеченным козленку помогает и его мать, которая, отыскав укромное место для новорожденного, тайно покидает его и присоединяется к общему стаду. Естественно, что при таком образе жизни в первые после родов дни именно коза задает своему козленку уровень общей активности и частоту сосания. Козленок активизируется лишь при появлении матери.

В практике козоводства стремление роженицы покинуть козленка часто воспринимается как патологическое поведение. На самом деле в таком поведении козы после родов нет ничего необычного. В этом проявляется один из ее стереотипов материнского поведения. Инстинкт заставляет роженицу покинуть место родов, что, в свою очередь, стимулирует козленка на поиски укромного места и затаивания в нем на период отсутствия его матери.

Через 48 часов козленок демонстрирует уверенные и координированные локомоции, он легко распознает по ряду признаков собственную мать и активно стремится вступить с ней в контакт. Активные действия козленка, прежде всего его сосательные движения, укрепляют его связь с матерью. Однако и его линейные локомоции в течение нескольких недель достигают такого высокого уровня совершенства, что вызывают просто удивление. Например, козленок начинает перемещаться почти по вертикальным скалам или лазать по деревьям не хуже кошек.

Эти примеры свидетельствуют о том, что у козлят как опорно-двигательный аппарат, так и центральные механизмы управления движениями созревают очень рано.

Ягнята появляются на свет с достаточно развитым опорно-двигательным аппаратом и сенсорными системами. Особенно высоким уровнем развития у новорожденных ягнят отличаются зрение и слух. Поэтому они быстро адаптируются к новому окружению. Пока овцематка освобождает новорожденного от околоплодных оболочек, ягненок предпринимает попытки встать на ноги и начинает двигаться в сторону сосков и вымени овцы. Уже в течение первого часа жизни большинство ягнят адаптируют свой аппарат равновесия к условиям земной гравитации и поднимаются на ноги, начинают ходить, отыскивают сосок матери и приступают к сосанию молозива. Животноводы отмечают, что слабые ягнята с живой массой менее 3 кг нуждаются в более продолжительном времени (от 2 часов и более) для адаптации к новым условиям существования. После первого удачного сосания ягненок ложится и засыпает.

Хорошее зрение представляется чрезвычайно важным свойством новорожденного ягненка, поскольку сразу после появления на свет ему приходится следовать за матерью. Следуя за матерью, ягненок стремится занять положение рядом с ее головой, что хорошо видно на пастбище.

Ягнята импринтируются на собственную мать очень рано. Исследования показали, что к концу первого дня жизни ягненок уже безошибочно выделяет свою мать в отаре в окружении других овец. Условия, в которых протекает окот, оказывают влияние на поисково-ориентировочное поведение неонатантов. Если окот протекал на пастбище или в большом загоне, то 95% ягнят быстро научились узнавать своих матерей в отаре. Если окот протекал в помещении (кошаре), то лишь 75% ягнят находили своих матерей безошибочно.

Считается, что главной сенсорной системой ягненка, обеспечивающей успешное распознавание матери, является слуховая система и система зрения. Исследования поведения близнецов показали, что именно слух и зрение являются определяющими в поисках и распознавании друг

друга. Близнецы стремятся всегда быть рядом и легко отыскивают друг друга по голосу и внешнему виду даже в многочисленных группах одновозрастных ягнят (E. Shillito-Walser, 1985).

Хорошо развитые зрение и слух, равно как и система тактильных ощущений и ольфакторная сенсорная система, создают предпосылки для быстрого научения ягненка. Доказано, что способность воспринимать звуки, издаваемые матерью, характерна для ягнят еще в утробе. Плод в конце беременности реагирует на блеянье и горловые храпы овцематки. Очевидно, у плода происходит звуковой импринтинг на звуки, издаваемые матерью. Поэтому новорожденный ягненок успешно распознает мать по ее голосу сразу после рождения. Сразу после изгнания плода из родовых путей роженица, вылизывая ягненка, производит и низкочастотные грассирующие горловые звуки. Эти звуки у разных овец отличаются по частоте, амплитуде и звуковому давлению, т. е. имеют индивидуальную принадлежность. У каждой овцематки имеется набор этих звуков, которыми она обозначает комфортное состояние, состояние тревоги и опасности. Этими звуками матка пользуется тогда, когда ей надо оставить ягненка, и тогда, когда его необходимо отыскать в отаре. Если овцематку и ягненка искусственно развести по разным сторонам отары, то они будут блеять до тех пор, пока не отыщут друг друга. В процессе поиска и сближения они не реагируют на блеянье других овец в отаре. В случае, когда взаимный поиск и сближение матери и ягненка по каким-то причинам затягивается, уровень вокализации и общая активность животных возрастают. Однако примерно через 4 часа поисковая активность матери и неонатанта и их вокализация начинают затухать.

Звуковой импринтинг ягненка важен и в том смысле, что роды у овец часто протекают в темное время. Следовательно, звуковая коммуникация в данной обстановке является единственно возможной для роженицы и новорожденного.

Как отмечалось выше, в течение часа ягнята большинства пород домашней овцы поднимаются на ноги. Первые попытки ягненка встать на ноги заканчиваются неудачно и приводят к падению. Первые попытки ягненка найти сосок чаще всего не приносят результата, поскольку обследование окружающего пространства у новорожденных зачастую начинаются не с задних, а с передних конечностей овцематки. Неудавшиеся поиски и сопротивление роженицы могут привести к тому, что ягненок прекратит свои действия, нацеленные на поиски соска. Однако в нормальных условиях примерно 60% новорожденных ягнят уже спустя 30 минут после рождения приступают к сосанию и почти все ягнята отыскивают сосок в течение первых двух часов жизни. Поднявшись на ноги, ягненок не прекращает попытки сосать и прикусывать все, что попадается ему на глаза. Иногда поискам соска мешают действия матери, связанные с удалением плацентарных оболочек с тела ягненка. Ягнята испытывают трудности с первым сосанием, если у матери излишне крупные соски. Они их просто не в состоянии захватить маленьким ртом. Однако достаточно одного успешного сосания, т. е. попадания молозива в рот ягненку, как его действия, связанные с поиском и захватом соска, становятся ловкими и результативными.

На протяжении первой недели жизни ягнята сосут очень часто — до 70 раз за сутки. Продолжительность одного приема молока составляет от 1 до 3 минут. Первые сосания еще более скоротечны и занимают около 20 секунд. Ягнята-одинцы не делают предпочтений относительно правого или левого сока, т. е. сосут оба соска. Ягнята-двойняшки, как правило, сосут каждый свой сосок, т. е. или левый, или правый. При удалении одного из близнецов оставшийся ягненок сосет поочередно соски с двух сторон.

Некоторые овцематки облегчают сосание ягненку, поднимая заднюю конечность со стороны расположения сосуна.

Ягнята, подобно козлятам, сопровождают свои сосательные действия помахиванием хвоста с большой частотой. Существует мнение, что за счет высокочастотных движений хвоста сосун развеивает запах, исходящий из анальной области, и таким образом помогает овцематке распознать своего детеныша.

Важная роль запахов в распознавании собственных ягнят овцематками доказана в опытах с приемными ягнятами. Большинство маток позволяли себя сосать чужим ягнятам в случае, если их натирали околоплодными водами и оболочками данной самки. По наблюдениям H. W. Gonyou и J. M. Stookey (1987), околоплодные оболочки рожениц можно хранить в замороженном виде и при необходимости после размораживания накладывать на приемных ягнят в виде плаща.

Другие специалисты сообщают и об иных способах приучения овцематок к приемным ягнятам. Среди таких мер называются следующие: искусственное растяжение шейки матки перед тем, как подпускать чужого ягненка к роженице, силовое удержание овцематки на период сосания ягненка, использование транквилизаторов при чрезмерно активном сопротивлении лактирующей самки.

Поросята очень быстро поднимаются на ноги и окружают свиноматку по периметру. Однако в первый момент после появления на свет их интерес направлен на любой объект, который находится в непосредственной близости от них. У новорожденных поросят хорошо развита тактильная, ольфакторная, зрительная, слуховая и вкусовая сенсорные системы. Поэтому сразу после рождения поросенок приступает к исследованию всего, что попадается ему под пятачок.

Поскольку домашняя свинья относится к многоплодным животным, то для роженицы важно удержать около себя многочисленное потомство. За всеми поросятами роженица просто физически не в силах уследить. Считают, что запах амниотической жидкости, которым помечены и поросята, и свиноматка, способствует концентрации поросят вокруг матери. Поэтому первой востребованной новорожденным поросенком сенсорной системой является ольфакторная система.

Специфическая вокализация супоросной свиноматки в самом конце беременности приводит к звуковому импринтингу поросят. Новорожденные поросята уже способны распознавать голос матери. Следовательно, вокализация роженицы также помогает поросятам оставаться около матери до завершения родового процесса. Новорожденные поросята мгновенно отзываются на голос матери (похрюкивания). Эти звуки предваряют процесс сосания.

Кроме того, поросята сами издают звуки, чем информируют мать о своем расположении и физиологическом состоянии. Звуки, производимые поросятами, помогают им держаться вместе поблизости от матери. Звуковой язык новорожденных поросят довольно развит. Звуками с разными физическими характеристиками поросята обозначают свое дискомфортное состояние, желание сосать, согреться, соединиться со своими братьями и сестрами, а также удовольствие и намерение поспать.

В случае с поросятами даже неразвитые физиологические системы способствуют тому, что новорожденные стремятся к объединению в непосредственной близости от матери. У новорожденных поросят неразвит механизм терморегуляции — одиночестве они мерзнут. Это служит дополнительным стимулом к тому, что поросята стараются держаться вместе и обогревать друг друга.

Иерархический порядок сосания требует от поросят определенных усилий. Несмотря на то что свиноматка периодически меняет свое положение, он устанавливается быстро (в первый час после рождения поросят). Когда свиноматка

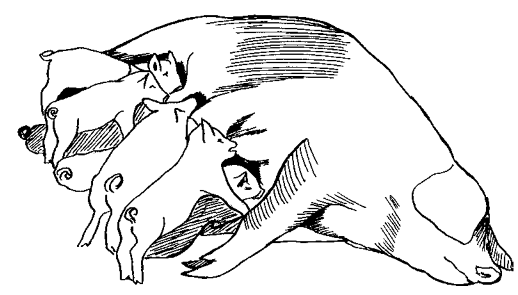


Рис. 127
Порядок сосания поросят предполагает определенную иерархию сосунов с захватом передних, более молочных, сосков более активными поросятами

переворачивается на противоположный бок, она вносит смятение в ряды поросят, поскольку принятые ими ориентиры смещаются. Это приводит к новому «переделу собственности», т. е. сосков, среди поросят. Тем не менее, в течение первых суток во всех пометах происходит индивидуальное закрепление сосков за отдельными поросятами (рис. 127).

Далее порядок сосания уже не изменяется положением свиноматки в пространстве. Главным приоритетом для поросят при захвате сосков выступает их расположение на брюхе матери и их молочность. Со всех точек зрения передние соски для поросят выглядят более предпочтительными. Именно передние молочные железы у матки более развиты и вырабатывают больше секрета.

Иерархический порядок на вымени матери при сосании имеет большое биологическое значение как для поросят, так и для самой свиноматки. Если количество поросят в помете не превышает количества сосков у свиноматки, то наиболее молочные соски закрепляются за наиболее активными и физически сильными поросятами. Менее молочные соски достаются слабым поросятам. Интересно, что каждый поросенок выбирает себе персональный сосок, который будет закреплен за ним до конца молочного периода. Такое распределение сосков оправдано и стратегически целесообразно, поскольку активные и физически более сильные (как правило, крупные) поросята имеют и большую потребность в молозиве и молоке по сравнению с мелкими, слабыми и менее подвижными собратьями. Данный порядок сосания гарантирует максимальные шансы для выживания всем поросятам — и слабым, и сильным. Если же молочность матери не обеспечивает пищевых потребностей поросят, то выбраковке подвергнутся прежде всего слабые.

В процессе выбора соска между поросятами возникают драки. При этом поросята толкаются, похрюкивают и истошно визжат. Если более активных поросят искусственно подсадить на задние соски, то они все равно, высосав из них молоко, перемещаются на передние соски, отталкивая более слабых братьев. Поросята вокализируют в борьбе за сосок и продолжают визжать после того, как захватывают ртом сосок до тех пор, когда в ротовую полость не начнет поступать молоко. А это происходит после того, как поросенок совершит несколько сосательных движений, выполняющих функцию массажа молочной железы. Только после массирующих действий поросенка сфинктер соска расслабляется и молоко цистерны молочной железы становится доступным для высасывания. В акте сосания выделяют три фазы: предварительный массаж, высасывание молока и заключительный массаж. В первые дни поросята сосут матку до 20 раз за сутки. За один акт сосания новорожденный поросенок получает 25–45 г молозива. В возрасте 4–5 недель поросята сосут матку 12–13 раз за сутки.

Механизм сосания поросят специфичен. Процесс сосания начинается с того, что поросенок, захватив ртом сосок, совершает интенсивные массирующие круговые движения при помощи пятачка. При этом оказывается определенное давление на всю массу молочной железы. Эта процедура занимает примерно одну минуту. За ней следует впрыскивание молока в ротовую полость поросенка. Внешне этот момент можно зафиксировать по частым гло-

тательным движениям поросенка. Выделение молока у свиноматки непродолжительно и составляет всего 14–20 секунд.

Однако процесс сосания после прекращения впрыскивания молока в ротовую полость поросенку не заканчивается. От нескольких секунд до нескольких минут поросенок продолжает сосательные действия, не получая при этом молока. Вероятно, эта массирующая операция важна как для свиноматки, так и для сосуна. У последнего молоко поступает в желудок так быстро, что требуется некоторое время для того, чтобы оно было в необходимой степени разбавлено слюной и желудочным соком, что и имеет место на заключительной стадии сосания.

Для свиноматки процесс массажа молочной железы важен как для восстановления гормонального баланса на уровне гипоталамус–гипофиз–молочная железа, так и для оптимизации нервного состояния роженицы. Сосание приводит к удовлетворению материнской доминанты и соответствующему координированию нервных процессов.

Кроме того, некоторая задержка поросят на сосках после удовлетворения пищевой потребности определенно синхронизирует сосательную активность многочисленного потомства, т. е. специфическое сосательное поведение неонатантов выступает фактором организации коллективного пищевого поведения поросят.

После окончания сосания поросенок расслабляется, отпускает сосок, сползает с материнского бока и засыпает. Однако нередко поросенок засыпает, удерживая материнский сосок. В таком положении он спит до очередного сосания, т. е. в этом случае прямая физическая связь между новорожденными и матерью не прерывается. В этом случае «порядок сосания» сохраняется длительное время, агонистическое поведение поросят исключается полностью, по крайней мере до того момента, когда свиноматка переворачивается на противоположный бок. Описанное постнатальное ассоциирование поросят и свиноматки исключает истощение слабых поросят.

Повышенная подвижность свиноматки и частое изменение положения ее тела сопровождается нарушением «порядка сосания», повышением агрессивности поросят, истощением слабых поросят и, в конечном счете, гибелью части приплода. Смерть поросят наступает как вследствие истощения слабых сосунов, так и по причине их дезориентации, переохлаждения и физического раздавливания собственной матерью. Именно так происходит, когда в помете более 14 поросят (у свиноматки обычно 7 пар сосков) и кто-то из помета остается без соска.

Изучение процесса роста и развития поросят в связи с завоеванным ими «порядком сосания» показало, что поросята, занимающие передние соски, развиваются и растут быстрее своих собратьев, которым достаются задние соски. Объяснение этому явлению простое: передние молочные железы у свиноматок являются более молочными по сравнению с задними железами. Механизмы выбора соска поросятами до конца не изучены. Одна из гипотез предполагает, что передние соски располагаются ближе к голове самки. Поэтому призывная вокализация роженицы (специфическое похрюкивание) способствует тому, что более активные поросята стремятся занять место наиболее приближенное к голове свиноматки. Кстати, передние соски являются и наименее опасными. Бывает, что поросята на задних сосках раздавливаются задними конечностями свиноматки.

В полном и активном высасывании молока испытывает потребность и сама свиноматка. Неполное высасывание вызывает у нее дискомфортное состояние, а в предельном случае — мастопатию. Усилия поросят при сосании должны быть адекватными тому количеству молока, которое вырабатывается той или иной железой. Поэтому иерархический порядок сосания

важен для обеспечения оптимального физиологического состояния самой матери.

Еще одним жизненно важным свойством новорожденного поросенка является его способность к ориентации в пространстве. Дело в том, что поросенок не должен занимать опасное для себя положение около тела матери. Гибель новорожденных поросят даже в хороших условиях составляет порядка 15%. Главной причиной их смертности в этот период является неспособность правильно сориентироваться в пространстве и занять наиболее безопасное место около матери.

Хорошо развитые поросята держатся вместе в районе материнского живота (молочных желез). Это наиболее безопасное положение новорожденных. Однако если поросенок оказывается со стороны материнской спины, да еще в одиночестве, то он может быть раздавлен собственной матерью или умереть от переохлаждения.

В сравнении с самками других одомашненных видов *свиньи легко принимают на воспитание осиротевших поросят* от других свиноматок, по крайней мере, в первые несколько дней после родов. Однако в этом случае можно ожидать конфликтов среди поросят, поскольку приемные поросята, скорее всего, вызовут нарушение уже сложившегося порядка сосания. Через 4 и более дней после опороса свиноматка уже проявляет агрессивность по отношению к чужим поросятам.

Щенки домашней собаки появляются на свет слепыми, глухими, с недоразвитым опорно-двигательным аппаратом и несовершенной терморегуляцией. В случае с домашней собакой в полном объеме проявляются особенности незрелорождаемых животных.

Новорожденный щенок после того, как его вылизала мать, активирует ольфакторную и тактильную сенсорную систему. Ориентируясь на тепло и запах молочных желез самки, щенок неуклюже переползает к соскам. Однако мать не сосредотачивается на кормлении щенка до тех пор, пока все плоды ни будут изгнаны из матки. Сука несколько раз берется за вылизывание своих щенков. Вылизыванию подвергаются и соски. При этом она стимулирует их активность и помечает собственной слюной. Вылизывая свои соски, сука задает химический ориентир для новорожденных, т. е. облегчает поиск сосков щенкам. Эта процедура важна для формирования связей между матерью и детенышами. В процессе послеродового груминга сука тщательно вылизывает промежность, анальное отверстие и генеталии каждому новорожденному, чем провоцирует у них дефекацию и мочеиспускание, что важно для освобождения кишечника щенков от первородного кала — мекония — и удаления мочи. При этом выделения щенков поедаются матерью.

Запах соска имеет первоочередное значение для ориентации новорожденного щенка в пространстве. Опыты показали, что если вымыть соски суки с мылом, то щенок утрачивает способность ориентироваться в сторону соска матери.

Процесс сосания выполняет двоякую функцию. Во-первых, он обеспечивает питательными веществами и иммуноглобулинами новорожденных. Во-вторых, сосание стимулирует развитие материнской доминанты у роженицы. Исследования показали, что если желудок щенков заполнить искусственно при помощи пищеводного зонда молозивом, то это не отражается на времени, которое они затрачивают на сосание, т. е. процесс сосания для новорожденных представляет самостоятельную этологическую потребность, которая не удовлетворяется за счет искусственного насыщения щенка питательными веществами без процедуры сосания.

В свою очередь, у суки в неонатальный период также проявляется потребность в том, чтобы ее сосали. Если в постнатальный период механически раздражать суке соски, то у нее провоцируется стойкая потребность в том, чтобы ее сосали щенки. Это проявляется в том, что

после искусственной стимуляции молочных желез в лабораторных условиях самка устремляется к щенкам, будит их, вылизывает и подставляет им свое брюхо.

В процессе сосания щенки перебирают лапами и создают дополнительное механическое раздражение рецепторного аппарата молочных желез. От этих действий щенков сука получает удовольствие и удовлетворение, о чем можно судить по ее состоянию и эмоциональным проявлениям.

Сосание и материнский груминг представляют собой два важнейших сенсорных потока для щенка. Новорожденный щенок имеет недоразвитый головной мозг. Для его формирования необходима афферентация и соответствующая стимуляция структур головного мозга, что и происходит как при сосании, так и при материнском груминге. В первом случае афферентация возникает в результате сокращения групп мышц, участвующих в акте сосания. При груминге афферентация возникает вследствие возбуждения рецепторного аппарата кожи, ануса, гениталий. В суточном бюджете времени новорожденного щенка преобладает глубокий сон, на который уходит более 20 часов.

В период с двух до четырех недель после рождения у щенков происходит бурное развитие сенсорных систем. Отмечается миелинизация зрительного и слухового нервов с соответствующим развитием зрения и слуха. Появляются зубы. В этот период, часто называемый переходным, щенки начинают подниматься на ноги и совершают свои первые шаги. У них появляется способность махать хвостом, лаять, рычать. Закладываются основы иерархических отношений. На электроэнцефалограмме возникают дополнительные волны, связанные с возбуждением центров зрения и слуха, а также появляются волны, характерные для медленного сна. До двухнедельного возраста электроэнцефалограмма щенка отражает картину фазы глубокого сна.

В переходный период щенки начинают проявлять интерес к предметам, которые ранее ими игнорировались. Они пробуют на вкус все, что помещается в ротовой полости. В это же время они начинают поедать дополнительные корма, поскольку лактация у матери начинает затухать, а их потребности в питательных веществах возрастают день ото дня и одним материнским молоком уже не удовлетворяются.

В этот период сука начинает срыгивать содержимое своего желудка, которое представляет собой полупереваренную массу и легко усваивается щенками этого возраста.

По завершении лактации и восстановлении половой цикличности самки между ней и ее детьми назревает конфликт. Он заключается в том, что детеныши продолжают требовать от матери заботы и опеки, хотя они достигли достаточной морфофункциональной зрелости, для того чтобы вести самостоятельный образ жизни: добывать пищу и обеспечивать собственную безопасность. Однако мать уже готова избавиться от их зависимости и приступить к новому репродуктивному циклу, произвести на свет новое поколение.

15.5. ВЫПРАШИВАНИЕ

Выпрашивание корма детенышем у родителей является широко распространенным в природе явлением. Поэтому есть смысл заострить внимание читателя на этом интересном этологическом проявлении. Выпрашивание корма характерно для детенышей не только в пределах класса млекопитающих. Оно встречается и у птиц. Наблюдения за поведением детенышей свидетельствуют, что они затрачивают большое количество энергии и времени на эту процедуру.

Выпрашивание — это сигналы, производимые детенышем с целью усиления действий родителей (родителя), направленных на обеспечение детеныша кормом.

По мнению P. Jensen (2001), между родителями и детенышем изначально заложено противоречие, которое со временем переходит в конфликт поколений. У родителей имеется эволюционный интерес ограничить процесс обеспечения кормом детеныша, с тем чтобы сохранить биологические ресурсы для будущих поколений. Детеныш заинтересован в том, чтобы получить от родителей как можно больше пищи и заставить их чаще и больше пищи добывать для себя, т. е. в данной ситуации налицо противостояние эгоизма (со стороны детеныша) и эволюционных интересов, представляемых родителями.

Сигналы, поступающие от детеныша, зачастую избыточны (обманчивы) и имеют превентивную цель, т. е. через выпрашивание детеныш предпринимает попытку настроить родителей на пищедобывание, с тем чтобы не только в данный момент, но и через некоторое время иметь гарантированную возможность удовлетворить свою пищевую потребность. Как правило, детеныши демонстрируют стереотип выпрашивания пищи и тогда, когда они сыты. Поэтому для родителей важно определить, насколько процесс выпрашивания пищи детенышем реально соответствует его пищевым потребностям.

В специальной литературе применяется термин «честное выпрашивание»[91], под которым понимают такой уровень сигнализации детеныша, который адекватен его пищевой нужде в данный момент. Вероятно, родители не имеют других средств для оценки пищевой потребности детеныша, кроме сигналов, издаваемых детенышем в процессе выпрашивания пищи. Интересно узнать, в каких условиях детеныш остается «честным» в своих отношениях с родителями. Специалисты в области постнатального поведения животных выделяют три критерия для предсказания «честности» (адекватности) сигналов выпрашивания детеныша:

- *оценка силы и продолжительности сигнала выпрашивания корма со стороны детеныша.* Они должны коррелировать со временем, прошедшим с момента последнего кормления детеныша, а также количеством и качеством съеденной при последнем кормлении пищи;
- *оценка действий родителей в ответ на выпрашивание корма детенышем.* Пищедобывание родителей усиливается в ответ на усилившиеся сигналы выпрашивания;
- *оценка соответствия силы и частоты сигнализации детеныша ожидаемому результату.* Сама процедура выпрашивания (затраты энергии на выполнение стереотипа выпрашивания) не должна усугублять состояние голода детеныша.

В целом наблюдения за поведением детенышей, как млекопитающих, так и птенцов птиц, свидетельствуют о том, что сигналы выпрашивания пищи возрастают как по частоте, так и по силе по мере развития голода. Наиболее убедительные доказательства этого тезиса предъявляют поросята, утята, гусята, т. е. виды с хорошо развитой голосовой составляющей поведения выпрашивания.

У птиц и свиней поведение родителей активизируется в ответ на усиление сигналов, поступающих от детенышей. Птицы чаще летают на поиски корма. Свиноматка в ответ на усиленную вокализацию поросят и их усиленное массирование молочных желез выделяет больше молока.

Голодные поросята усиливают свою мышечную активность и, как показали специальные исследования, затрачивают в процессе выпрашивания в несколько раз больше энергии, чем в сытом состоянии. Однако в суточном балансе доля энергозатрат на дополнительное выпрашивание корма представляет незначительную величину (M. Spinka, B. Algers, 1995).

В то же время усиленное выпрашивание корма может иметь негативные по-

[91] Social Behaviour in Farm Animals / Eds. L. J. Keeling, H. W. Gonyou. CABI Publishing. Wallingford, UK, 2001.

следствия другого свойства. У птиц избыточная вокализация, развивающаяся у голодных птенцов, приводит к их демаскировке и обнаружению гнезда хищниками.

У домашних свиней избыточная вокализация поросят (истеричный визг) и их повышенная двигательная активность вокруг матери зачастую приводят к развитию тревоги и беспокойства со стороны свиноматки. Ее резкие движения в этой ситуации небезопасны для поросят.

С эволюционной точки зрения избыточная («нечестная») сигнализация выпрашивания невыгодна и самому детенышу. Плата за обман родителей может быть слишком высокой для детеныша, чтобы обман как способ достижения его эгоистических целей закреплялся в процессе эволюции.

Молодняк демонстрирует выпрашивание и не только для получения пищи. Те же поросята, цыплята, щенки и другие детеныши начинают жалостно вокализировать и двигаться, привлекая к себе внимание родителей и тогда, когда им холодно, когда возникает опасность другого рода или им просто хочется поиграть.

Весьма демонстративно и наглядно поведение выпрашивания у псовых.

В конце переходного периода щенки демонстрируют стереотипы «выпрашивания», что имеет несколько проявлений. Во-первых, они лижут мать и прикусывают ей губы (рис. 128).

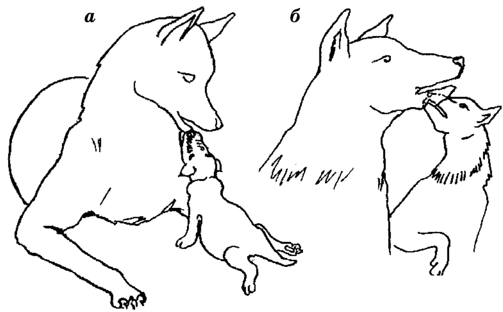


Рис. 128
Стереотипы «выпрашивания» у щенков домашней собаки:
а — лизание; *б* — прикусывание.

Рис. 129
Стереотип «выпрашивания» в поведении щенков в виде толчка передней лапой

Эти действия щенков приводят к тому, что у суки происходит непроизвольное рефлекторное отрыгивание содержимого желудка. Причем чем активнее приставания щенков к матери, тем выше вероятность того, что они получат от нее корм.

Во-вторых, окрепшие щенки выпрашивают пищу у матери, поднимая переднюю лапу (рис. 129). Лизания, прикусывания, воздействие на мать лапой сопровождаются специфической вокализацией щенков (жалостное скуление, писк, тявканье). Вокализация щенков еще в большей мере повышает результативность их стереотипических действий, направленных на получение от матери дополнительного корма через отрыгивание.

Все вышеотмеченные стереотипичные действия щенков переходного периода надолго закрепляются у собак. Лизание взрослых собак хозяина и то, что многие из них с охотой «подают лапу», есть не что иное, как проявление инфантилизма. Когда сука возвращается в гнездо, то щенки, как нам представляется, ее весело и радостно встречают, покусывая и вылизывая ей морду. На самом деле они, конечно, рады появлению матери. Однако надо себе четко представлять, что действия щенков ритуализированы и имеют вполне конкретную прагматическую цель — получить от матери корм.

В любом случае, честно или нет, детеныш требует от родителей повышенного внимания, и поведение выпрашивания является объективным показателем уровня его благополучия (D. Fraser, 1995).

15.6. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ УРОВЕНЬ РОДИТЕЛЬСКОЙ ОПЕКИ

В отношениях родители–детеныши прослеживается принцип разумной целесообразности. В конечном счете, уровень родительской опеки есть некий компромисс, объединяющий ряд факторов часто противоречивого свойства.

Размер помета (количество детенышей в приплоде) выступает одним из главных факторов в контексте обсуждаемой проблемы. Теоретически чем больше детенышей у матери, тем более сильной должна быть ее материнская доминанта. Однако в реальной жизни линейной положительной связи между этими двумя явлениями не просматривается. Более того, чем многочисленнее потомство у самки, тем меньше материнской заботы получает каждый из членов ее семейства и тем меньшую привязанность она имеет в отношениях с каждым из них. Так, у мышей количество и качество молока выше, когда у самки больше детенышей. Однако при многочисленных пометах самки могут не заметить пропажи одного или нескольких детенышей, тогда как при наличии малого количества детенышей в помете мать замечает пропажу одного из них и проявляет при этом сильные эмоциональные переживания.

Очевидно, что материнская забота представляет собой ограниченный биологический ресурс, рассчитанный на несколько поколений. Поэтому линейная зависимость силы материнской доминанты от количества детенышей в помете не в интересах популяции и вида в целом.

Возраст детенышей влияет на уровень родительской опеки. Однако этот вопрос изучен недостаточно. Очевидно, что новорожденные, как более уязвимые, нуждаются в большем родительском внимании по сравнению с детенышами старших возрастов. Отсюда оправдано предположение, что по мере взросления детенышей родительская забота о них должна ослабевать. Частота сосаний у поросят, щенков, котят и других животных по мере их взросления снижается. Но молочная продуктивность самки снижается нелинейно. Лактация достигает своего пика у большинства видов в первую треть.

Но, с другой стороны, более старшие детеныши представляют большую биологическую ценность для популяции и вида. Поэтому родители не должны обделять старших своим вниманием. Таким образом, *родительская опека выступает как компромиссное явление между потребностью детенышей в родительской опеке и биологической ценностью детенышей.*

Возраст родителей относится к факторам, от которых зависит успех воспроизводительного фитнеса. Молодые родители имеют больший воспроизводительный потенциал, но у них меньше жизненного и родительского опыта, поэтому их родительская опека менее эффективна. Более того, опыт разведения овец, коз, свиней и других видов животных говорит о том, что у самок после первой беременности материнская доминанта бывает слабо выраженной, а порой и вообще отсутствует.

С возрастом животные становятся более эффективными родителями, но до определенного момента. Наибольшего воспроизводительного фитнеса добиваются средневозрастные родители. Животные этой возрастной категории обладают физической силой и накопленным жизненным опытом. У старых животных функция воспроизводства начинает давать сбои, ограниченные физические возможности уже не позволяют им реализовать в полной мере весь объем накопленного родительского опыта. В критических ситуациях старые родители вынуждены жертвовать либо со-

бой, либо своими детенышами, что одинаково пагубно отражается на воспроизводительном фитнесе.

Количество и качество родительской опеки, получаемой детенышем в постнатальный период, определяет также и *участие в воспитании помимо матери и других взрослых животных*. У птиц, в случае участия в воспитании птенцов обоих родителей, усилия каждого из родителей существенно сокращаются в сравнении с ситуацией, когда только одна самка (один самец) выращивает потомство. Однако их суммарное влияние как родителей имеет большую эффективность, чем выращивание потомства только силами матери (или отца).

В пределах класса млекопитающих насчитывают более 100 видов животных, у которых воспитанием потомства активно занимаются не только родители, но и их дальние родственники или вообще неродственные особи (C. Packer et al, 1992)[92]. Это явление наблюдается у волков, у гиен и гиеновидных собак, у львов, а также у многих видов приматов.

Половая принадлежность детеныша — еще один фактор, от которого зависит качество и количество родительской опеки. Так, более сильные самцы в помете за счет подавления своих более слабых сестер обеспечивают себе большее количество пищи. У свиней хрячки захватывают более молочные соски. Кроме того, высосав молоко из одного соска, сильный самец может оттолкнуть свою сестру и высосать молоко и из соска, первоначально закрепленного за ней. По наблюдениям M. F. Willson и E. F. Pianka (1963), именно более успешных самцов в большей мере опекают родители. Слабые сосуны матерью отвергаются уже по той причине, что, не высосав полностью молоко и не обеспечив необходимый массаж молочной железы, слабый детеныш вызывает у матери дискомфортное состояние и создает предпосылки для развития у нее мастопатии.

Биологический смысл данной родительской несправедливости кроется в том, что особое повышенное внимание к сильным самцам в помете выступает гарантией воспроизводительного фитнеса в третьем поколении. Сильный самец имеет больше шансов оставить многочисленное потомство и распространить генетическое влияние своих родителей в популяции. Его более слабая сестра таких гарантий не дает. Во-первых, ей самой надо выжить и достигнуть репродуктивного возраста. Во-вторых, слабая самка не гарантирует появления на свет здорового потомства. Но и в случае здорового потомства она физически не в состоянии обеспечить выживание своим детям. Таким образом, приоритетная инвестиция родительской опеки в более активного сосуна мужского пола, в конечном счете, обеспечивает генетическое распространение родителей в пределах популяции, в которую они входят.

15.7. РАЗРЫВ СВЯЗИ МЕЖДУ МАТЕРЬЮ И ДЕТЕНЫШАМИ

Связь детенышей с матерью может сохраняться длительное время, иногда на протяжении всей жизни. Например, у волков, львов, гиен, домашних кошек и собак (при безнадзорном образе жизни) дочери остаются рядом с матерью, образуя стаи родственных особей. Этот тип ассоциирования в специальной литературе обозначается как «натальная филопатрия» — natal philopatry (P. J. Greenwood, 1980; P. Jensen, 2001). Уместно заметить, что у приматов натальная филопатрия гарантирует молодым самкам одинаковый с матерью социальный статус в группе.

Однако и в случае натальной филопатрии между матерью и дочерьми в определенный момент происходит надлом в отношениях, и они переходят на другой тип

[92] *Packer C., Lewis S., Pusey A.* A comparative analysis of non-offspring nursing // Animal Behaviour. 1992. No 43. P. 265–281.

взаимодействий, отличный от взаимоотношений родителей и детей постнатального периода. Они начинают параллельно сосуществовать, конкурируя друг с другом за кормовые ресурсы, жизненное пространство и половых партнеров.

Процесс разрыва связей с матерью для детеныша не только болезнен, но и опасен, поскольку ему самому приходится замечать опасности и защищать себя. Но, с другой стороны, переход к самостоятельной и независимой от родителей жизни сулит молодым животным и некоторые выгоды. Это касается снижения уровня конкуренции за кормовые ресурсы и за половых партнеров. Удаление молодняка от матери снижает риск инбридинга в популяции животных.

Процесс разрушения натальных связей у всех видов животных требует достаточного времени и усилий с обеих сторон — и матери, и детеныша. Исключение составляют лишь некоторые виды тюленей, у которых в один прекрасный день мать оставляет на берегу детеныша, а сама уплывает в море и обратно к нему уже никогда не возвращается. У прочих видов животных разрыв отношений имеет характер затяжного периода с неясными временными границами. У млекопитающих конец родительских обязанностей самки в ряде случаев (но не всегда) совпадает с прекращением лактации. Чаще прекращение лактации не означает готовности детеныша к самостоятельному образу жизни. Детеныш продолжает эксплуатировать тактику выпрашивания, что ярко проявляется у псовых и кошачьих. Мать или оба родителя еще продолжают определенное время опекать молодняк, обеспечивая ему физическую безопасность и научая самостоятельно добывать себе пищу.

Разрыв связей между матерью и детенышем или, как принято обозначать этот процесс в зоотехнии, *отъем молодняка, можно определить как процесс, в котором родительская забота сокращается до минимума, а детеныш отказывается от практики выпрашивания.*

Ослабление связи между матерью и детенышем, приводящее к окончательному разрушению неонатальной ассоциации типа мать–дитя, представляется медленно развивающимся процессом как у диких животных в их естественной среде обитания, так и у домашних животных в искусственных условиях жизни. Исследования этого процесса у домашних овец, лошадей, собак, свиней, волка, бизона, оленей и других видов животных позволили заключить, что *мать никогда не отторгает своего выросшего детеныша насильственным способом за счет агрессивных по отношению к нему действий.* Тогда неизбежно встает вопрос о том, что же является причиной разрыва этих отношений.

У млекопитающих и птиц мать своим поведением провоцирует детеныша на принятие решения о разрыве связи с ней. Самки млекопитающих с возрастом детеныша позволяют реже себя сосать, выделяют в конце лактации небольшие количества молока в ответ на массирующие действия детеныша. Птицы реже приносят птенцам корм и вынуждают их самостоятельно его находить.

Самки млекопитающих в последнюю треть лактации создают дополнительные трудности для детеныша в части сосания. Так, суки, кошки и свиноматки, если и разрешают себя сосать подросшим детенышам, то для этой процедуры не ложатся, как это было в начале лактации, а остаются в положении стоя. Сосать в положении стоя для щенков, котят и поросят неудобно и трудоемко. Для получения небольших количеств молока сосунам приходится прикладывать излишне много физических усилий. Когда самка находится в положении стоя, у нее заторможена молокоотдача. Чтобы добиться успеха, сосунам приходится интенсивно и продолжительно производить сосательные движения и долго массировать молочную железу в неудобной позе. У лошадей и жвачных животных самка постоянно движется по

пастбищу, что также затрудняет детенышам сосание.

По данным P. Jensen (1995), к концу лактации детенышу приходится затрачивать чрезмерно много энергии и времени для того, чтобы получить небольшие количества молока, состав которого, к тому же, не может удовлетворить его пищевых потребностей. Птицы-родители реже выходят на контакт с птенцами, чем делают выпрашивание корма бессмысленным и стимулируют собственную кормодобывающую активность птенцов.

К концу периода постнатального ассоциирования родителей и детеныша тактика выпрашивания становится неэффективной и даже вредной, поскольку демаскирует детенышей и создает угрозу их существованию. Поэтому мать постепенно подводит детеныша к решению отказаться от нее.

В постнатальных ассоциациях выделяют три стратегии поведения детеныша:

- получить все необходимые питательные вещества за счет сосания матери;
- комбинировать сосание с потреблением пищи, которой питаются взрослые животные;
- отказаться от материнского молока и перейти на питание пищей взрослых животных.

По мере взросления детеныша его пищевое поведение смещается от первой стратегической линии к последней. Это выгодно прежде всего для него самого. По мере роста и развития неонатанта его пищевые потребности изменяются таким образом, что питательных веществ материнского молока становится уже недостаточно для обеспечения синтетических и энергетических процессов его организма. С другой стороны, и цена добывания молока становится настолько высокой, что не оправдывает затрат на процесс сосания. В конце концов, когда затраты энергии и времени на сосание превысят ценность молока, детеныш прекращает сосание.

То же самое происходит и с поведением выпрашивания. Когда тактика выпрашивания не приносит детенышу ожидаемого результата, он от нее отказывается и переходит на более эффективные поведенческие действия — самостоятельное добывание пищи и обеспечение своей безопасности собственными силами.

Как в конце лактации, так и в конце периода выпрашивания родители уделяют много времени научению детенышей. Кошки научают котят самостоятельно охотиться и добывать пищу другими способами. От матери котята получают представления о потенциальной опасности и способах защиты.

Пастбищные животные научают молодняк находить съедобные и наиболее питательные растения и технике их потребления. В стаде ягнята, козлята, оленята и другие животные научаются сигналам тревоги и рациональным действиям при их возникновении.

Вороны вместо отрыгивания пищи предлагают подросшим птенцам разнообразный набор кормовых средств: кусок хлеба, колбасы, трупы мышей и др. Причем часто родители вынуждают птенцов самостоятельно добывать пищу. Вороны приносят своим птенцам трубчатые кости, консервные банки, пакеты из-под молочных продуктов и затем показывают, как из них доставать остатки пищи. Городские вороны научают молодняк поедать засохший хлеб. Родители на виду у птенца размачивают сухарь в луже, а затем предлагают его птенцу.

Процесс отъема детеныша не выглядит жестко детерминированным явлением. Он пластичен по времени, природно-климатическим условиям и индивидуализирован со стороны матери по отношению к детенышам с разным уровнем физического развития. У овец при пастбищном содержании естественный отъем приурочен ко времени появления на пастбище растений, доступных для системы пищеварения молодняка. При свободном круглогодичном

пастбищном содержании свиней в странах с мягким климатом естественный отъем поросят в зимнее время происходит позже, чем в летний период. У домашних собак и кошек сильные и более активные детеныши раньше слабых собратьев отказываются от материнского молока и переключаются на более концентрированные корма.

Тем не менее главным инициатором разрушения постнатальных ассоциаций выступает все-таки мать. В основе ее этологической стратегии просматривается эволюционная целесообразность и стремление к расширению своего генетического присутствия в пределах популяции.

Особый интерес представляют результаты наблюдений за домашними животными или их филогенетически близкими родственниками в диких условиях жизни. Такие популяции стихийно или по воле человека возникли в разных частях света. Например, в Северной Англии уже на протяжении 700 (!) лет живет популяция так называемого чилингамского скота с минимальным вмешательством человека. На протяжении нескольких десятилетий ведутся наблюдения за практически одичавшим крупным рогатым скотом в штате Юта (США), а также на острове Рам. В заповеднике Аскания-Нова, а также в Ростовской области уже многие годы проводится изучение поведения одичавших лошадей. В литературе приводятся результаты изучения биологии одичавших домашних свиней на территории США, Швеции, Шотландии, Дании. На территории Шотландии, Новой Зеландии, США обитают стада одичавших домашних коз, которые являются источником очень ценных сведений о влиянии процесса одомашнивания на поведение объектов одомашнивания.

Изучение процесса отъема молодняка в условиях свободного и полудикого образа жизни важно не только с теоретической точки зрения. Результаты наблюдений за поведением полудиких животных вынуждают животноводов-практиков задуматься об эффективности традиционных технологий животноводства, оптимизировать различные операции, включая такую болезненную, как отъем молодняка.

По сообщению L. Bilton (1957), телята одичавшего крупного рогатого скота продолжают сосать свою мать вплоть до следующего отела. Отъем теленка происходит примерно в годовалом возрасте. Незадолго до отела корова отделяется от своего стада, оставляя и подросшего теленка прошлого года. Когда она возвращается в стадо с новорожденным, ее отношение к теленку прошлого года изменяется — ему уже не разрешается сосать. Однако исследователи сообщают и о случаях, когда разрыва с теленком прошлого года у отелившейся коровы не наступает и он продолжает высасывать у матери молоко, ему не предназначенное. В этой ситуации новорожденный может погибнуть от голода и истощения.

В популяциях одичавших свиней сосание может продолжаться вплоть до следующего опороса. Наблюдения показали, что цикличность половой функции свиноматки далеко не всегда подавляется лактацией. Сосание у свиней в большей степени ограничивается молочностью самки. Молодняк перестает сосать мать, когда у нее пропадает молоко. По данным P. Jensen (1995), в частично контролируемых условиях вольного содержания поросята домашней свиньи прекращают сосать в возрасте 2–4 месяцев, но остаются в компании матери еще несколько месяцев.

В популяциях одичавших свиней хрячки в возрасте 7–8 месяцев отделяются от матери и некоторое время живут небольшими группами по 2–4 особи. Как долго сохраняются эти однополые ассоциации самцов, неизвестно. Определено, что хряки старше 3 лет ведут одиночный образ жизни и однополых ассоциаций не образуют (H. W. Gonyou, 2001)[93].

---

[93] *Gonyou H. W.* The social behaviour of pigs // Social Behaviour in Farm Animals / Eds. L. J. Keeling, H. W. Gonyou. CABI Publishing, Wallingford, 2001.

Дочери из предыдущего помета остаются в группе с матерью на протяжении нескольких лет, формируя более или менее постоянные по персональному составу однополые ассоциации самок. Сыновья в течение нескольких лет изолируются от самок, набирают физическую силу и жизненный опыт, после чего получают возможность вступать в состав временных ассоциаций с целью репродукции. По завершении периода размножения хряки оставляют ассоциации самок и переходят на одиночный образ жизни до следующего полового сезона.

У одичавших и диких овец ягнята прекращают сосать мать в возрасте 3–4 месяцев. В условиях Йеллоустонского национального парка (США) у длиннорогих овец это происходит в сентябре–октябре. К этому времени пастбища становятся скудными. Овцематкам корма едва хватает, чтобы удовлетворить потребности собственного организма. Поэтому лактация у них прекращается. Дочери остаются в составе группы своей матери, а дальнейшая судьба баранчиков складывается по-разному. Исследования, выполненные на разных популяциях овец разными учеными, показали, что в зависимости от кормовых условий, природно-климатических особенностей местности, а также фенотипа молодые самцы могут остаться в составе материнской группы, сформировать отдельную ассоциацию молодых или разновозрастных баранчиков, а также вести одиночный образ жизни до начала полового сезона (P. Grubb, P. A. Jewell, 1966; A. Wolf et al., 1970; V. Geist, 1971).

При пастбищном круглогодичном содержании овец молодняк остается рядом с матерью на протяжении 1–2 лет.

Изолированность самцов от самок в популяциях одичавших овец является скорее правилом, чем исключением. При соотношении полов среди подсосного молодняка 1:1 в половой сезон количество баранов в составе ассоциаций самок оценивается всего в 2% (A. J. Allison, 1975). При этом один зрелый самец-производитель покрывает до 100 маток. Большая же часть самцов в пределах своей популяции имеют или ограниченное генетическое влияние, или вообще лишена возможности участвовать в процессе воспроизводства. Кастрация большей части баранчиков в культурном овцеводстве, таким образом, не противоречит закономерностям биологии воспроизводства диких и одичавших домашних овец в их естественной среде обитания.

У диких лошадей, как и у лошадей в системе табунного разведения, жеребята сосут свою мать вплоть до очередных родов, если у нее сохраняется молоко. Но и после рождения жеребенка подростки остаются в компании своей матери еще год или два. Затем жеребчики изгоняются из состава гарема жеребцом-производителем, кобылки могут влиться в состав данного гарема или перейти в другой. Жеребчики формируют однополые подростковые группы.

Специальные исследования физиологического состояния отнятого от матери молодняка показали, что процесс отъема протекает болезненно для детенышей. Периодическая экспериментальная временная изоляция детеныша сопровождается изменением секреции АКТГ-рилизинг гормона нейросекреторных клеток гипоталамуса. В результате в центральной нервной системе возникают повышенные концентрации АКТГ-релизинг гормона и развивается пролиферация рецепторов кортикотропинрелизинг-гормона. Эти изменения в составе ЦНС приводят к сенсибилизации гипоталамо-гипофизарно-адреналовой оси, что, в свою очередь, неизбежно приводит к изменениям в поведении неонатанта, развитию у детеныша депрессивных состояний[94] (J. M. Koolhaas et al., 1997).

Временная изоляция телят мясных пород от их матерей для проведения ветеринарных мероприятий (вакцинация,

[94] *Nemeroff C. B.* The neurobiology of depression // Scientific American. 1998. No 278. P. 42–49.

кастрация, удаление рогов, мечение) за 6 недель до их отъема приводит к тому, что после отъема эти телята хуже развиваются и растут по сравнению со сверстниками, у которых ветеринарные мероприятия совмещают по времени с отъемом.

После того, как ягнят в возрасте 3,5 недель и старше ежедневно временно изолировали от их матерей, в 3-месячном возрасте у них констатировали достоверное повышение уровня паразитарного поражения.

Однако до сих пор остается непонятным, что же является настоящей причиной нарушения гомеостаза и временного снижения адаптивных свойств отнятых от матери детенышей:

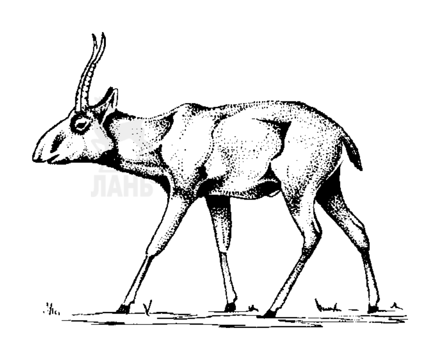
- социальная изоляция или незнакомое социальное окружение,
- изменение размера группы,
- незнакомая обстановка,
- изменение рациона, режима питания или, наконец,
- только разрыв социальных связей с матерью.

И тем не менее, в природных условиях разрыв связи матери и повзрослевшего детеныша является биологически целесообразным и неизбежным процессом. Разрушение постнатальной ассоциации — явление выгодное для обеих сторон. Мать получает возможность вступить в новый репродуктивный цикл, а молодняк — внести свой личный вклад в процветание популяции. После отлучения от матери молодняк попадает в новую социальную среду, к которой ему надо адаптироваться, т. е. отъем стимулирует процесс научения и вынуждает молодых животных расширять свой личный жизненный опыт.

Однако в животноводстве чаще всего по соображениям организационно-технологического характера отъем молодняка от матери осуществляется задолго до того, как он достигнет зрелого возраста и становится способным к самостоятельной жизни. Поэтому процедуре отъема молодняка в животноводстве должно уделяться особое внимание, она должна контролироваться специалистами. Отъем должен сопровождаться минимальным ущербом для физиологии и благополучия детенышей, а также минимальными экономическими потерями.

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ



Видовое разнообразие животного царства гарантируется генетической гетерогенностью, которая, в свою очередь, делает животный мир пластичным. Животные заселили самые разнообразные экологические ниши и приспособились к жизни в разных физических средах. Животный организм вооружен набором адаптационных инструментов, которые используются для того, чтобы поддерживать гомеостаз в случае, когда факторы среды его дестабилизируют. Иногда факторы среды достигают таких значений, когда приходится говорить о возникновении «экстремальных условий», т. е. таких условий, в которых немногие виды животных могут постоянно жить. Но некоторые виды адаптируются и к таким экологическим нишам. В данной главе будет идти речь именно о подобных случаях.

В адаптации животного организма к неблагоприятным факторам среды участвуют несколько механизмов. С определенной долей условности их можно отнести к одной из следующих групп:

- поведенческой адаптации;
- физиологической адаптации;
- биохимической адаптации;
- морфологической адаптации;
- генетической адаптации.

Между поведенческими, физиологическими и биохимическими реакциями организма просматривается очень тесная связь. Например, такая поведенческая реакция, как зимняя спячка барсука, бурого медведя и других животных начинается только после определенных биохимических и физиологических изменений. К осени у животных накапливается жир, который обеспечивает их в процессе спячки энергией и составляет теплозащитный слой. Сезонным миграциям птиц также предшествуют биохимические и физиологические перестройки организма.

Физиологические, биохимические и поведенческие адаптации представляют собой срочные реакции на действие внешнего фактора и имеют временный характер. Эти адаптации важны для животного в данный момент жизни.

Поведенческие адаптации могут быть как следствием физиологических и биохимических процессов, так и причиной последних. Например, когда биохимические (поддержание химического гомеостаза за счет запасов питательных веществ) и физиологические изменения (физическая терморегуляция) в организме птиц не дают полезного приспособительного результата, птицы и животные прибегают к этологическим адаптациям: строят убежища, кочуют, мигрируют, ищут новые источники кормовых ресурсов, впадают в окоченение и анабиоз. Климатические катаклизмы на протяжении всей истории развития животного сообщества были одним из самых сильных факторов видовой изменчивости, т. е. морфологической адаптации. Видовое разнообразие есть результат филогенетического изменения величины, формы и соотношения разных частей тела, изменения кожных покровов, органов чувств, а также нервной системы. Изменение морфологии сопровождается изменением функции органа. Правда, не всегда ясно, что здесь является причиной, а что следствием.

СТРЕСС

Стресс-реакция животного организма развивается в ответ на действие факторов разной модальности: социальных, физических, химических, биологических. Стресс-факторы отличаются большой силой и/или большой длительностью воздействия на животное. За счет включения ряда физиологических процессов стресс-реакция позволяет животному организму адаптироваться к изменениям, происходящим в среде обитания. Поэтому автор теории стрессов лауреат Нобелевской премии Ганс Селье называл изменения, протекающие в организме стрессированного животного, адаптационным синдромом. В целом стрессы играют положительную роль в жизни популяции и вида, поскольку приводят к возникновению новых адаптаций. Однако для отдельных членов популяции стресс может иметь самые печальные последствия.

16.1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ УЧЕНИЯ Г. СЕЛЬЕ О СТРЕССЕ

Основоположник учения о стрессе канадский физиолог Ганс Селье опубликовал результаты своих оригинальных исследований в 1936 г. По представлениям Г. Селье, стресс являет собой неспецифический ответ животного организма на любой стимул большой силы и длительности воздействия (холод, жара, чрезмерная физическая нагрузка, смертельная опасность в лице хищника, изоляция стадного животного и т. д.). Умеренный систематический стресс повышает адаптивные свойства, снижает эмоциональную реактивность организма. В то же время затянувшийся стресс и стресс, усиливающийся дополнительными стресс-факторами, приводит к негативным морфофункциональным изменениям организма вплоть до гибели.

Для моделирования стресса Г. Селье использовал холод как стресс-фактор, выбрав объектом своих наблюдений лабораторных крыс[95]. 100 животных были посажены в холодовую камеру, в которой поддерживалась температура воздуха около 0°С. Ученый отметил, что в течение первых 1–2 суток у животных появлялись признаки тревоги. Вскрытие 10 крыс показало, что под влиянием холода у животных уменьшилась масса тимуса и несколько увеличилась масса надпочечников. Однако более детальное изучение надпочечников выявило истощение их коркового слоя. Обычные для этой части надпочечников жировые капли с кортикостероидными гормонами отсутствовали. Желудок крыс был покрыт язвами.

[95] *Selye H.* The stress of the life. New York, 1956.

Через 48 часов исследователь изъял из холодовой камеры еще 20 животных и поместил их в другую холодильную камеру, где температура среды была значительно ниже, чем в первой камере. К этой группе дополнительно были подсажены крысы из лабораторного вивария, содержавшиеся при комнатной температуре. Убой крыс показал, что опытные животные (предварительно подвергавшиеся холодовому воздействию) оказались неспособными выдержать дальнейшее понижение температуры среды обитания.

Через 5 недель часть крыс из холодовой камеры с температурой 0°С вместе с контрольными животными была перемещена в холодильник с отрицательной температурой. Вскрытие показало, что предварительное длительное содержание крыс в камере с нулевой температурой повысило жизнеспособность животных. Масса надпочечников у них была увеличена, изъязвленность желудка была незначительной.

Опыт с содержанием крыс при 0°С продолжили. Но через несколько месяцев у животных стали развиваться признаки нервного и физического истощения, а далее крысы стали погибать. Эксперимент позволил ученому описать стадийный характер адаптационных изменений к холоду. Впоследствии было доказано, что описанная Г. Селье реакция крыс на холод не является специфическим ответом на холодовый раздражитель, а имеет общий характер. Описанная постадийная реактивность животного организма проявляется и при воздействии на него других раздражителей большой силы. Подобным же образом отвечают на стрессор не только лабораторные крысы, но и другие животные.

После обобщения экспериментального материала Г. Селье пришел к заключению, что в генезисе стресса выделяются 3 стадии. Первая стадия — стадия *тревоги* — развивается в течение нескольких часов (от 6 до 48). Эта стадия сопровождается формированием у животного определенного эмоционального напряжения (страх, тревога, боль, голод), т. е. дискомфортного состояния. На стадии тревоги в организме происходят морфофункциональные изменения. Уменьшается масса вилочковой железы, селезенки, печени, лимфоузлов. Происходит изменение лейкоцитарной формулы крови, в частности исчезают эозинофилы. Активизируется ось гипоталамус–гипофиз–надпочечники. Под влиянием возбуждения симпатической системы в кровь выбрасывается большое количество адреналина, который изменяет физиологическое состояние многих систем. В результате у животных учащается дыхание, развивается тахикардия, повышается артериальное давление.

Гипоталамус усиливает секрецию кортиколиберина, в ответ на что гипофиз усиливает выброс в кровь аденокортикотропного гормона (АКТГ). В свою очередь, АКТГ с током крови достигает надпочечников и запускает механизм выделения в кровь образующихся в корковом слое надпочечников гормонов кортикостероидного ряда.

Вторая стадия — стадия *резистентности* (или адаптации) — характеризуется тем, что организм мобилизует все свои ресурсы на преодоление стрессовой ситуации. Кортикостероиды подготавливают различные системы организма к преодолению стресс-воздействия. На фоне готовности опорно-двигательного аппарата к интенсивной работе (бегство от опасности) уже под влиянием адреналина глюкокортикоиды стимулируют глюконеогенез и восстанавливают уровень глюкозы в крови, который был понижен на первой стадии вследствие адреналовой накачки. На второй стадии стресса фиксируют увеличение массы надпочечников и высокую концентрацию кортизола и гидрокортизона в крови животных. Если организму удается адаптироваться к стресс-фактору, то происходит восстановление гомеостаза и нормализуется работа всех физиологических систем.

В случае, когда стресс затягивается, развивается качественно новое состояние организма — третья стадия стресса, известная как стадия *истощения*. На третьей стадии отмечают атрофирование лимфоидной системы. Белки, составляющие лейкоциты, плазменные белки и белки, образующие структуры лимфатической системы, используются организмом в процессе глюконеогенеза для синтеза глюкозы. Развиваются множественные повреждения слизистых оболочек (например, желудка, двенадцатиперстной кишки). На третьей стадии стресса поражение лимфатической системы сопровождается снижением как общего, так и специфического иммунитета. На этой основе у животных возникают вторичные патологии с инфекционным началом.

Д. Вейсс провел серию опытов на крысах, чтобы продемонстрировать нервное начало язвенного процесса в желудке при стрессе. Крыс помещали в специальные фиксирующие тело клетки (рис. 130).

В двух устройствах животные одновременно получали удар электротоком в хвост. Третья крыса служила контролем и воздействию электрического тока не подвергалась. Одна из опытных крыс всегда за 10 с до электрического удара слышала прерывистый звуковой сигнал. Вторая опытная крыса также оповещалась о грядущем болевом раздражении электротоком, однако звуковой сигнал не был регулярным и имел случайный характер. Обследование животных показало, что крыса, регулярно получавшая оповещение об ударе электрическим током, не имела язвенных повреждений желудка. Другая крыса, для которой удар током всегда был неожиданным, имела тяжелые изъязвления желудка.

В другом эксперименте крысе на фоне звукового предупреждения представлялась возможность уклониться от болевого фактора (залезть на специально установленную площадку). Оказалось, что такая возможность уклониться от неблагоприятного фактора имела еще более выраженное защитное значение. В таких экспериментальных условиях у крыс язва желудка не возникала. Результаты опытов убедительно свидетельствовали о том, что предсказуемость стресс-фактора смягчает его негативное влияние на животный организм. А наличие возможности уклониться от его воздействия за счет поведенческих реакций обеспечивает животному адаптивный результат.

Таким образом, было доказано, что психосоматические реакции животного резко изменяют глубину стресс-воздействия.

Стресс-реакция на неблагоприятный фактор не ограничивается симпатоадреналовым ответом. Стрессор через канал «кора–таламус–гипоталамус» стимулирует в гипоталамусе образование соматолиберина, который усиливает выделение гипофизом гормона роста (СТГ). Гормон роста противодействует метаболическим

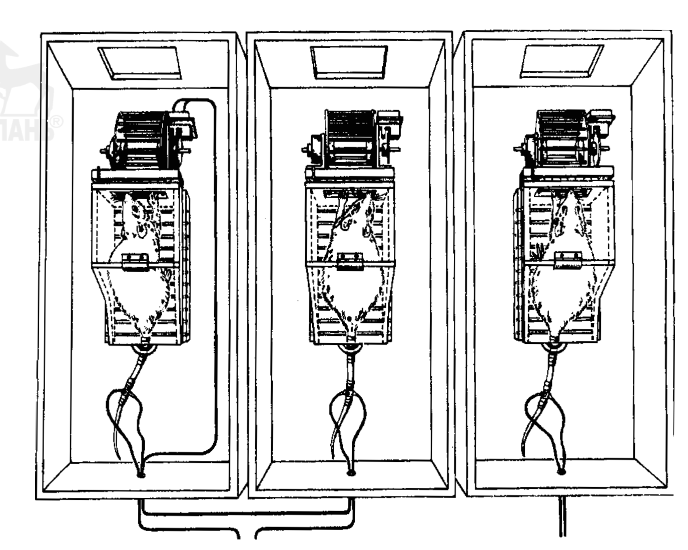


Рис. 130
Схема эксперимента, доказывающего роль стресса в происхождении язвенной болезни

эффектам инсулина, чем способствует гомеостазу глюкозы и жирных кислот в стрессированном организме. Кроме того, СТГ в развитии адаптационного синдрома ослабляет и эффект действия АКТГ на надпочечники.

Помимо отмеченных гормональных процессов стрессор запускает и тиреоидную реакцию. Выглядит это следующим образом. Под влиянием тиреолиберина гипоталамуса гипофиз выделяет дополнительное количество тиреотропного гормона (ТТГ), который активизирует секреторную функцию щитовидной железы. В свою очередь, гормон щитовидной железы тироксин повышает чувствительность клеток печени и мышц к действию катехоламинов, повышает основной обмен организма (минутный объем легочной вентиляции, потребление кислорода, частоту сердечных сокращений, артериальное давление крови).

Стрессовое воздействие на организм животных затрагивает и нейросекреторную активность ряда мозговых ядер. Так, при стрессе вследствие возбуждения гипоталамуса активизируется синтез β-липопротеинов — предшественников эндогенных опиатов: дофамина, энкефалина, эндорфина, динорфина. А опиаты понижают психогенную реактивность, повышают стресс-устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов. Опиаты нормализуют соматические ответы на стресс-фактор, т. е. оптимизируют поведение животного. В конечном счете опиаты способствуют формированию стадии резистентности и противодействуют развитию стадии истощения.

Кроме эндогенных опиатов на эмоциональную адаптацию животного оказывают влияние и другие биохимические и физиологические факторы, например ГАМК-эргическая система, парасимпатические ядра и др.:

- *гаммааминомасляная кислота* (ГАМК) известна как тормозной нейромедиатор, способный подавлять избыточную эмоциональную стресс-реактивность. Кроме того, в промежуточном мозге ГАМК превращается в гаммаоксимасляную кислоту (ГОМК), которая также имеет антистрессорные свойства;
- *простагландин PgE* присутствует в структурах мозга и снижает чувствительность нервных клеток к катехоламинам. Другими словами, простагландин PgE обеспечивает адекватность реакций организма на воздействие стрессора на первой и второй стадиях стресса;
- *парасимпатическое влияние тропных ядер гипоталамуса и вагусных долей* продолговатого мозга стимулирует восстановительные процессы и константы гомеостаза, чем способствуют развитию стадии резистентности.

Таким образом, реакция адаптации складывается под влиянием двух противоборствующих систем: а) системы, мобилизующей энергоресурсы животного организма на обеспечение адаптивного поведения в ущерб иммунной защите; б) системы, ограничивающей глубину стресс-реакции и уровня самоповреждения. Баланс этих систем, в свою очередь, определяется, с одной стороны, модальностью и силой стрессора, и с другой стороны, индивидуальной эмоциональной и стрессовой устойчивостью конкретного животного.

16.2. НЕГАТИВНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ СТРЕССА В ПРОДУКТИВНОМ ЖИВОТНОВОДСТВЕ

При выращивании животных в искусственных условиях (условиях неволи) стрессы чаще расцениваются животноводами как явления отрицательного свойства. В контролируемых человеком условиях способность к адаптации животных к стресс-фактору необязательна, поскольку условия жизни животного контролируются человеком. Он старается не допускать возникновения стрессовых ситуаций, а в случае их появления берет на

себя их разрешение. Если этого не сделать, то даже при условии успешной адаптации животного возрастают затраты на производство единицы продукции, возрастают затраты времени на ее производство. Таким образом, в продуктивном животноводстве никаких экономических выгод от действия стрессоров ожидать не приходится.

Однако с точки зрения физиологической целесообразности и перспектив сохранения генофонда современных домашних животных проблема стресса трактуется не столь однозначно, как с экономической точки зрения. В процессе искусственного отбора и селекции при создании пород продуктивных животных человек в качестве желаемых признаков оставлял только те свойства животного организма, которые приносили сиюминутную экономическую пользу без оглядки на возможные негативные физиологические изменения в будущем. В результате у домашних животных отсутствует адаптационная стойкость, характерная для их диких предков. Поэтому современные высокопродуктивные породы скота, свиней, птицы предъявляют высокие требования к условиям содержания, кормления и эксплуатации. Другими словами, культурные породы домашних животных очень чувствительны к изменению природно-климатических, зоосоциальных и технологических условий. Только в последние годы животноводы стали обращать внимание на адаптационные свойства продуктивных животных. В селекционной работе помимо высокой продуктивности стала цениться и высокая иммунная, эмоциональная и стрессовая устойчивость племенных животных к вероятным стресс-факторам.

ВЛИЯНИЕ СТРЕССА НА РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Половая функция животных регулируется нейро-гуморальным путем, т. е. имеет гормональную составляющую. Половые железы активизируются под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза и надпочечников. Фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) гормоны аденогипофиза контролируют половой цикл самки, обеспечивая периодическое созревание фолликулов, овуляцию и половое поведение. Для регуляции половой цикличности самок имеет значение не только количество ФСГ и ЛГ в крови, но и их соотношение с другими гормонами. Так, ФСГ и ЛГ обеспечивают полноценный половой цикл только на фоне определенной концентрации гормона нейрогипофиза пролактина. Этот гормон запускает механизмы формирования желтого тела беременности, стимулирует маммагенез, лактопоэз и обеспечивает проявление родительского поведения у самки после родов.

Любой стресс изменяет гормональный профиль животного организма. Гормональные изменения в результате стресс-воздействия особенно заметны у самок. При воздействии на организм самки стрессора происходит выброс АКТГ, адреналиновая накачка с последующим ростом в крови концентрации стероидных гормонов коры надпочечников. В этих обстоятельствах количество выделяемых в кровь самки ФСГ и ЛГ падает. Происходит снижение их доли в общем балансе гормонов. В результате созревание фолликулов в яичниках приостанавливается.

Дополнительное тормозящее влияние на овогенез возникает со стороны симпатической нервной системы и прямого воздействия адреналина на трофику яичников и матки. Овуляция отодвигается на неопределенное время.

Гормон стресса адреналин изменяет характер моторики половых путей, что отрицательно сказывается на результате осеменения самки. В состоянии эструса сокращения мышц шейки матки, мышц тела и рогов самой матки обеспечивают продвижение спермы в яйцеводы из-за насасывающего эффекта. Это важно для своевременной встречи яйцеклетки со сперматозоидами, поскольку оплодотворение

осуществляется только в верхней трети яйцевода. При стрессе адреналин снижает тонус гладкой мускулатуры, нейтрализует активирующее действие окситоцина на матку. Таким образом, на фоне стресса самки даже при условии ее своевременного осеменения сперма не засасывается в яйцеводы и не встречает яйцеклетку в нужном месте. Именно по этим причинам в стрессовых условиях индекс оплодотворения самок оказывается очень низким. Имеются экспериментальные свидетельства того, что у самок, беременность которых протекает в стрессовых условиях, чаще происходят выкидыши, преждевременные и тяжелые роды, мертворождение, приплод появляется на свет ослабленным. После родов у стрессированных самок не проявляется материнская доминанта и они отказываются выкармливать своих детенышей (свиньи, козы, овцематки).

Отрицательное воздействие стресса на половую функцию прослеживается и в отношении представителей мужского пола. Если сперматогенез менее зависим от гормонального статуса организма в сравнении с овогенезом, то рефлекторная составляющая половой функции самца при стрессе испытывает сильнейшее торможение. Стрессированные самцы проявляют низкую половую реактивность. Торможению подвергаются все условные рефлексы полового поведения самца. Подавляется обнимательный рефлекс самца. Возникает проблема эрекции полового члена. Сперма от стрессированных самцов имеет низкие качественные показатели (низкую подвижность спермиев, высокое количество мертвых клеток) и малый объем эякулята.

При стрессе затормаживается секреторная активность придаточных половых желез самца, вследствие чего в неблагоприятную сторону изменяется химический состав плазмы спермы.

Таким образом, стресс служит причиной снижения репродуктивных качеств животных, как самок, так и самцов.

СТРЕСС И ЛАКТАЦИЯ

Негативное влияние стресса на продуктивные качества животных выглядит наиболее ярко в случае с лактацией. Под лактацией будем понимать процесс образования, накопления и выделения молока из молочной железы. Лактация регулируется нейро-гуморальным путем. Но в отличие от половой функции в регуляции лактации нервное начало первично по отношению к гормональной составляющей. Сама по себе стресс-реакция с точки зрения взаимодействия нервных и гуморальных компонентов напоминает процесс регуляции лактации. В контексте обсуждаемой проблемы следует обратить внимание на то, что как стресс-реакция, так и процесс регуляции лактации конкурируют за использование одних и тех же нервных и эндокринных инструментов.

Для лактации необходим набор стимулов из внешней среды. В природе главным стимулом лактации выступает детеныш. Контакт самки со своим детенышем приводит в возбуждение сенсорные системы (зрительную, слуховую, обонятельную, тактильную). Возникающий при контакте матери и детеныша афферентный поток сосредотачивается в таламусе, который инициирует нейросекреторную деятельность гипоталамо-гипофизарной системы (рис. 131).

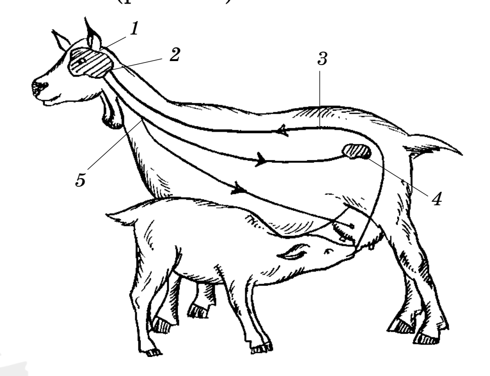


Рис. 131

Схема нейро-гуморального влияния на процесс молокоотдачи у лактирующей козы:

1 — головной мозг; *2* — гипофиз; *3* — нервный сигнал от сосунка; *4* — яичники образуют эстрогены и прогестерон; *5* — ЛГ и окситоцин, переносимые кровью.

Гормоны гипофиза имеют очень сильное воздействие на молочную железу лактирующей самки. Помимо гормонов гипофиза таламус по нисходящему таламоспинальному пути оказывает и прямое нервное влияние на молочную железу, которое приводит к тому, что сфинктер молочного соска расслабляется. Это облегчает детенышу высасывание молока из цистерны молочной железы. Вскоре после начала сосания в молочную железу через кровь поступают гормоны гипофиза окситоцин и пролактин. Окситоцин повышает тонус звездчатых клеток альвеол, в результате чего молоко из альвеол, молочных ходов и молочных протоков выдавливается в молочную цистерну, а затем высасывается детенышем.

Все детеныши молочного возраста при сосании производят массаж молочной железы матери. Особенно ярко этот процесс проявляется у котят, поросят, ягнят и козлят. Котята при сосании постоянно надавливают передними лапами на молочную железу. Козлята и ягнята периодически тычутся мордой в молочную железу матери. Причем чем меньше молока попадает им в рот, тем интенсивнее становятся их массирующие действия. Массаж молочной железы — это прежде всего возбуждение механорецепторов соска. Возникающий при этом афферентный поток адресован таламусу, влияние которого на молочную железу возрастает как по линии гуморальной регуляции, так и за счет прямого нервного влияния. При этом в процесс регуляции молокоотдачи дополнительно вовлекаются щитовидная железа и кора надпочечников. Гормон щитовидной железы тироксин и глюкокортикоиды надпочечников усиливают в молочной железе синтетические процессы образования высокомолекулярных компонентов молока.

Стрессор резко обрывает процесс молокоотдачи. Негативный афферентный поток приводит в возбуждение иные ядра таламуса и гипоталамуса. Испуг, боль или состояние дискомфорта изменяют поведение самки. Лактационная доминанта подавляется, прекращается секреция гормонов окситоцина и пролактина. Активизация оси гипоталамус–гипофиз–надпочечники при стрессовом возбуждении резко повышает уровень адреналина в крови лактирующей самки. В ответ концентрация окситоцина в крови резко падает. Действие его остаточных количеств подавляется адреналином. Развивается угнетение синтетических процессов образования молочного белка, жира и лактозы. Блокируется процесс фильтрации низкомолекулярных компонентов молока из плазмы крови (аминокислоты, альбумины, глюкоза, минеральные вещества и т. д.). Таким образом, не только молокоотдача, но и процесс образования молока (лактопоэз) при стрессе подавляется.

Важно иметь в виду, что затянувшееся стрессовое состояние самки неблагоприятно отражается и на маммогенезе. В критические периоды маммогенеза (половое созревание и беременность) стресс вызывает необратимые изменения в развитии молочной железы. Симпатическое перенапряжение затормаживает органогенез, что приводит к недоразвитию соединительнотканной части молочной железы, ее емкостной системы и секреторного аппарата.

Негативное влияние стрессов на лактацию и молочную продуктивность животных хорошо известно животноводам-практикам. Коровы снижают суточные надои молока при переходе с летнего пастбищного содержания на зимнее стойловое, при перегруппировке стада, при смене помещений.

Известно, что коровы понижают надои при перемене обслуживающего персонала (доярок, скотников). Подавляется лактация высокопродуктивных животных и в результате проведения ветеринарных мероприятий (отбор крови, иммунизация, обрезание копыт).

СТРЕСС И РОСТ МОЛОДНЯКА

В основе роста и развития молодняка лежат пластические процессы, которые регулируются нейро-гуморальным путем. Глубокий стресс приводит к угнетению не только белкового обмена, но и ростовых процессов в целом. Об этом говорит даже терминология, которую применяют для обозначения третьей стадии стресса — «стадия истощения». При успешном разрешении конфликта нервная регуляция обменных процессов нормализуется. Однако когда стрессовое воздействие затягивается, негативное влияние на рост и развитие молодняка подхватывает эндокринная система. В курсе общей физиологии убедительно демонстрируется роль желез внутренней секреции в регуляции роста животных. Так, гипофиз- и тиреоидэктомия приводят к полной остановке ростовых процессов, к карликовости. Адреналэктомия и паратиреоидэктомия вообще несовместимы с жизнью. После удаления надпочечников и паращитовидных желез животные быстро погибают.

Причастность гипофиза к регуляции роста и развития молодняка прежде всего связана с секрецией гормона роста (СТГ). Гормон роста действует прямо на органы и ткани и поддерживает морфогенез и пропорциональный рост отдельных частей тела и организма в целом. СТГ усиливает белковый синтез, регулирует обмен жиров и углеводов.

В развитии стресса гипофиз взаимодействует с надпочечниками, а метаболические пути СТГ пересекаются с путями адренокортикотропного гормона (АКТГ). АКТГ инициирует ряд процессов, которые нуждаются в больших затратах энергии. Он запускает реакции катаболизма белков — главного пластического материала организма молодых животных. Фактически при стрессе АКТГ выступает в роли антагониста СТГ. Поэтому активизация надпочечников при стрессе в лучшем случае временно затормаживает ростовые процессы.

АКТГ реализует свое влияние на белковый обмен через катехоламины надпочечников. Адреналин — гормон мозгового слоя надпочечников — усиливает мобилизацию гликогена, который как энергетическое вещество в стресс-реакциях сжигается на непродуктивные цели. При этом анаболические реакции молодого организма оказываются на энергодефицитном пайке, что предопределяет торможение реакций синтеза тканевых белков и, в конечном счете, отрицательно сказывается на темпе роста и характере общего развития стрессированного животного.

Негативное влияние адреналина на рост молодняка при стрессе проявляется и в том, что этот гормон вызывает спазм периферических кровеносных сосудов и затормаживает моторную, секреторную и абсорбционную активность пищеварительного тракта. Все это еще больше усугубляет дефицит пластического и энергетического материала в растущих органах и тканях.

Активное влияние на ростовые процессы оказывает и тиреотропный гормон (ТТГ) аденогипофиза. Его действие на обмен веществ осуществляется через щитовидную железу. Гормон щитовидной железы тироксин, с одной стороны, усиливает ростовое влияние гормона роста (СТГ), а с другой стороны — оказывает прямое влияние на синтетические процессы в клетках и тканях растущего организма.

При стресс-реакциях происходит избыточное выделение АКТГ и ТТГ. Под влиянием избыточного выброса ТТГ при стрессе развивается гиперфункция щитовидной железы, следствием чего становится тиреотоксикоз с его негативным влиянием на рост и развитие молодого организма.

В целом можно констатировать, что стресс через симпатоадреналовую ось приводит к дисбалансу равновесного состояния вегетативной нервной системы с ее трофическим звеном. Нарушение трофики клеток и тканей не способствует росту и развитию молодого организма.

Тем не менее в дикой природе, а также для племенных животных умеренное воздействие стресс-факторов оказывает положительное влияние на животный организм, поскольку стресс-факторы умеренной силы стимулируют ресурсы адаптации. Другими словами, умеренный стресс биологически целесообразен. В товарном животноводстве биологические и экономические выгоды зачастую вступают в противоречие. Скажем, стресс-фактор малой и средней силы (например, холод) повышает иммунитет животного. Однако при этом имеет место снижение продуктивности животных, повышается расход кормов на единицу продукции. Следовательно, в товарном животноводстве стрессов по возможности следует не допускать, с тем чтобы исключить дополнительные расходы. В племенном животноводстве умеренные стрессы желательны, поскольку они укрепляют защитные силы племенных животных, повышают их репродуктивные качества и резистентность молодняка.

ВЛИЯНИЕ СТРЕССА НА КАЧЕСТВО МЯСА

Стрессовое состояние животных непосредственно перед убоем существенно изменяет качественные показатели мясной продукции. В течение 24–48 часов после убоя в мышцах животных происходит ряд биохимических и физико-химических процессов, которые специалисты называют «созреванием мяса». Вскоре после убоя мышцы утрачивают эластичность, пластичность и растяжимость. Вследствие разрушения АТФ развивается трупное окоченение (rigor mortis). Нарушение кровообращения в мышцах после остановки сердца стимулирует в них процессы катаболизма. Мышечные углеводы — глюкоза и гликоген — подвергаются гликолизу, т. е. анаэробному редуцированию с конечным продуктом в виде молочной кислоты. Гликолиз и накопление лактата сопровождаются изменением pH в мышцах. Кислотность мяса изменяется с pH 7,0 до 5,5.

Таблица 24

Послеубойные изменения в мясе крупного рогатого скота

Часть туши	Время после убоя, ч	Лактат, мг%	Гликоген, мг%	pH
Лопатка	0,2	283	714	6,82
	2	360	596	6,67
	4	438	275	6,54
	8	512	308	6,33
	24	743	82	5,94
	48	819	0	5,58
Диафрагма	0,5	166	776	6,94
	2	220	693	6,86
	4	308	622	6,60
	8	378	557	6,40
	24	426	414	6,20
	48	547	383	5,82

В норме нарастание кислотности мяса должно проходить с определенной скоростью (оптимальный срок созревания). Например, для говядины срок созревания составляет 48 часов, для свинины и мяса птицы — 24 часа. Однако и разные части туши созревают не одновременно (табл. 24).

В мышцах лопатки за 48 часов созревания содержание гликогена снижается до нуля, а концентрация молочной кислоты за это время увеличивается в 3 раза. При этом значение pH мяса падает с 6,82 до 5,58.

В диафрагме скорость гликолиза ниже, чем в мышцах лопатки. За 48 часов созревания содержание гликогена уменьшается в 2 раза, концентрация лактата возрастает в 3 раза, а pH мяса снижается с 6,94 до уровня 5,82.

Как быстрое, так и медленное снижение pH мяса негативно влияет на его качественные показатели. Глубокие стрессы в предубойный период животных (длительная транспортировка, голодное выдерживание в накопителе при высокой плотности животных, жестокое обращение) изменяют кислотно-щелочное равновесие

внутренней среды организма животного еще при жизни.

Стресс формирует кислородную задолженность в мышцах, сопровождается снижением концентрации оксигемоглобина в крови. Высокая концентрация адреналина вызывает расщепление гликогена печени и мышц. В результате стресса еще до убоя в организме животного нарастают анаэробные процессы с накоплением молочной кислоты, ацетоновых тел, угольной и других кислот.

В результате мясо стрессированных животных уже сразу после убоя имеет низкие показатели pH. Туша быстро коченеет. Мясо приобретает светлую окраску. Происходит чрезмерное отделение сока, разрушается структура мышечной массы, изменяется минеральный состав мяса.

Дополнительное стрессирование и, как следствие, снижение качества мясной продукции развивается вследствие применения на бойне электропогонялки и электрошока. Электрические удары по телу животного сопровождаются выбросом в кровь гормона адреналина надпочечниками, который активизирует АТФ-азу. Это еще больше усугубляет процесс понижения качества мяса за счет концентрации в нем органических кислот.

Стресс-устойчивость животных положительно коррелирует с качеством получаемых от них мясопродуктов. Свиньи сальных пород имеют более высокую стресс-устойчивость по сравнению со свиньями мясных пород. Поэтому процесс убоя сальных животных меньше влияет на качество получаемой от них продукции. В целом свиньи более чувствительны к транспортировке, низким и высоким температурам в предубойный период. Свиньи чрезмерно чувствительны к электрошоковому воздействию. На этом фоне крупный рогатый скот демонстрирует наибольшую стресс-устойчивость. Говядина в меньшей мере теряет свое качество в процессе убоя животных по сравнению со свининой.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что в товарном животноводстве стрессы являются факторами, снижающими экономическую эффективность производства всех видов животноводческой продукции. Однако в племенном животноводстве периодические стрессы средней силы биологически целесообразны, если они завершаются реакцией адаптации и не переходят в стадию истощения животных. По этой причине повышение стресс-устойчивости животных причисляют к приоритетным направлениям в селекционной работе.

ГЛАВА 17

АДАПТАЦИЯ ЖИВОТНЫХ К УСЛОВИЯМ ЖИЗНИ ПРИ НИЗКИХ И ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУРАХ СРЕДЫ

Термический гомеостаз является важнейшим условием нормального функционирования животного организма. В первую очередь это относится к теплокровным животным. Ферментные системы организма теплокровных животных сохраняют свою активность в строго определенном диапазоне температур с оптимумом, близким к физиологической температуре тела. Для большинства теплокровных животных зоны умеренного климата температуры тела свыше 40°С губительны. Именно с этого уровня температур начинается процесс денатурации белков, в который раньше других вовлекаются белки со свойствами катализаторов, т. е. ферменты. По отношению к понижению температур эти вещества более терпимы. После охлаждения до 4°С и последующего восстановления температурных условий ферменты восстанавливают свою активность.

Однако отрицательные температуры губительны для теплокровного организма по другой причине. Основной составной частью организма животных (не менее 50% от живой массы) является вода. Так, у рыб содержание воды в теле достигает 75%, у птиц — 70%, быков на откорме — около 60%. Даже тело человека примерно на 63–68% состоит из воды.

Поскольку протоплазма клеток представляет собой водную фазу, то при отрицательных температурах вода из жидкого состояния переходит в твердое. Образование кристаллов воды в составе протоплазмы клеток и в межклеточной жидкости оказывает повреждающее воздействие на клеточные и субклеточные мембраны. Животные тем лучше переносят воздействие отрицательных температур, чем меньше в их теле воды, и прежде всего свободной, не связанной с белками воды.

Как правило, с приближением зимы относительное содержание воды в теле животных уменьшается. Особенно заметны эти изменения у пойкилотермных животных. Их зимостойкость осенью существенно возрастает. Например, жужелица Pterostichus brevicornis с Аляски в зимнее время выдерживает температуру −87°С в течение нескольких часов. В летнее время эти жуки погибают уже при температуре −6...−7°С.

Другим способом адаптации пойкилотермных к отрицательным температурам является накопление антифризов в биологических жидкостях (см. рис. 132)

Известно, что присутствие глицерина понижает температуру кристаллизации водных сред. У паразитической осы Bracon cephi концентрация глицерина в эндолимфе достигает 30% (К. Шмидт-Ниельсен, 1982). Поэтому температура замерзания эндолимфы у насекомого составляет величину −17,5°С. У многих полярных насекомых уровень глицерина в эндолимфе достигает 15%.

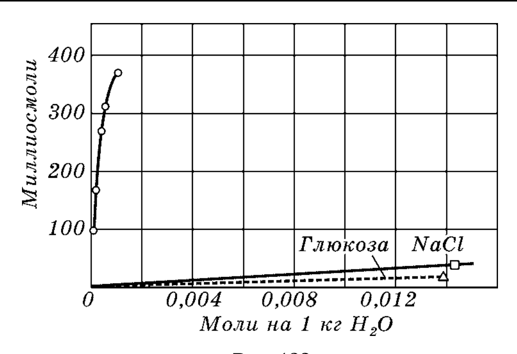


Рис. 132

Эффективность антифриза, раствора NaCl и глюкозы при понижении точки кристаллизации воды (De Vries, 1970)

Исследования крови костистых рыб, обитающих за полярным кругом, показали, что одного глицерина недостаточно для активной жизни холоднокровных животных в условиях Арктики. У этих рыб имеет место высокая осмоляльность крови (300–400 миллиосмоль). Последнее обстоятельство понижает температуру замерзания крови до –0,8°С. Однако температура воды в Северном Ледовитом океане в зимнее время составляет –1,8°С. Поэтому одной осмоляльности крови для выживания в таких условиях также недостаточно.

В составе тела арктических рыб обнаружены и выделены специфические гликопротеины со свойствами антифриза. В концентрации 0,6% гликопротеины в 500 раз более эффективно предотвращают образование льда в воде по сравнению с хлористым натрием.

У гомойотермных животных понятие температурного постоянства достаточно условно. Так, колебания температуры тела у млекопитающих представляют существенную величину, превышающую у отдельных представителей 20°С (табл. 25).

Обращает на себя внимание то, что относительно широкий диапазон колебаний температуры тела свойствен по большей части животным, обитающим в теплом климате. У северных животных гомойотермия имеет более жесткий характер.

Популяции животных, принадлежащих к одному виду, но обитающих в разных климатических условиях, имеют ряд отличительных особенностей. Животные из высоких широт имеют бо́льшие размеры тела по сравнению с представителями того же вида, но обитающими в районах с жарким климатом. Это общебиологическое правило, и оно хорошо просматривается в пределах многих видов (кабаны, лисы, волки, зайцы, олени, лоси и др.). Географический диморфизм продиктован тем, что увеличение размеров тела приводит к относительному уменьшению поверхности тела и, следовательно, к снижению потерь тепловой энергии. Более мелкие представители того же вида демонстрируют более высокий относительный обмен веществ и энергии, бо́льшую относительную площадь тела. Поэтому на единицу массы тела они затрачивают больше энергии и больше энергии теряют через покровы тела. В умеренном и жарком климате мелкие и средние животные имеют преимущества перед своими более крупными собратьями.

Обитатели пустынь, саванн и джунглей экваториальной зоны адаптированы

Таблица 25

Колебания ректальной температуры животных при кратковременном изменении температуры среды обитания в пределах 15–30°С (по А. Д. Слониму, 1971)

Животные	Изменения ректальной температуры, °С
Летучая мышь	Более 20
Индийская крыса	8,5
Еж европейский	8,0
Ондатра	6,2
Большая песчанка	4,2
Утконос, ехидна	3,0–3,5
Крыса лабораторная	2,8
Макака-резус	2,3
Собака домашняя	1,2
Барсук	0,5
Песец	0,2

к жизни при чрезвычайно высоких температурах. В пустынях экваториальной зоны песок нагревается до 100°С. Но и в таких экстремальных температурных условиях можно наблюдать активную жизнь животных.

Пауки и скорпионы сохраняют пищевую активность при температуре воздуха до 50°С. Сырная муха Piophila casei выдерживает температуру 52°С. Пустынная саранча выживает и при более высоких температурах — вплоть до 60°С.

В более высоких широтах имеются экологические ниши с температурой среды, существенно превышающей температуру воздуха. В горячих источниках Исландии и Италии при температуре 45–55°С обитают многоклеточные (личинка мухи Scatella sp.), коловратки и амебы. Еще большую устойчивость к высоким температурам демонстрируют яйца артемии (Artemia saliva). Они сохраняют жизнеспособность после 4-часового нагревания до 83°С.

Из представителей класса рыб лишь карпозубик (Cyprinodon nevadensis) проявляет широкие адаптивные способности к экстремальным температурам. Он живет в горячих источниках Долины Смерти (штат Невада), где вода имеет температуру 42°С. В зимнее время он попадается в водоемах, где вода остывает до 3°С.

Однако больше всего поражают своими адаптивными способностями к воздействию экстремальных температур коловратки и тихоходки. Эти представители животного царства выдерживают нагревание до 151°С и охлаждение до –273°С[96]. Адаптационные механизмы уникальной резистентности к высоким температурам у беспозвоночных не изучены.

Приспособленность позвоночных животных к высоким температурам среды не столь высока, как у беспозвоночных. Тем не менее в безводной пустыне обитают представители всех классов этого типа позвоночных, за исключением рыб. У большинства пустынных пресмыкающихся фактически имеет место гомойотермия. Их температура тела в течение суток изменяется в узком диапазоне. Например, у сцинка средняя температура тела равна 33°С (±1°), у воротниковой ящерицы Crataphytus collaris — 38°С, а у игуаны еще выше — 39–41°С.

Летальными температурами тела для этих жителей пустыни являются такие значения: для сцинка — 43°С, для воротниковой ящерицы — 46,5°С, для игуаны — 42°С. Активность дневных и ночных животных приходится на разные температурные диапазоны. Поэтому физиологическая температура тела и летальная температура тела у этологически различающихся групп животных неодинаковы. Для ночных видов критическим уровнем температуры тела является температура в 43–44°С, для дневных — на 5–6°С выше.

Считается, что летальные температуры у рептилий приводят в начале к нарушениям функций нервной системы, а затем к гипоксии вследствие неспособности гемоглобина крови связывать и транспортировать кислород.

У птиц — обитателей пустыни — температура тела при активных действиях на солнце повышается на 2–4°С и доходит до 43–44°С. В состоянии физиологического покоя она составляет 39–40°С. Такая динамика температуры тела выявлена при температуре воздуха 40°С и выше у воробья, кардинала, козодоя, страуса.

Млекопитающие, несмотря на наличие совершенного механизма терморегуляции, также манипулируют температурой собственного тела. Верблюд в состоянии покоя имеет довольно низкую ректальную температуру — около 33°С. Однако в экстремальных условиях (физическая работа на фоне температуры среды свыше 45°С) температура тела животного поднимается до 40°С, т. е. на 7°С, без заметного влияния на его физиологическое состояние и поведение.

[96] Экологические очерки о природе и человеке / Под ред. Б. Гржимека. М., 1988.

17.1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ

Интересно такое наблюдение. У животных северных популяций все вытянутые части тела — конечности, хвост, уши — покрыты плотным слоем шерсти и выглядят относительно более короткими, чем у представителей того же вида, но обитающих в жарком климате. Эта закономерность, известная как правило Алена, распространяется как на диких, так и на домашних животных.

Заметна разница в строении тела северной лисы и фенека на юге, северного кабана и кабана на Кавказе. Беспородные домашние собаки в Краснодарском крае, крупный рогатый скот местной селекции отличаются меньшей живой массой по сравнению с представителями этих видов, скажем, Архангельска.

Зачастую животные из южных популяций длинноноги и длинноухи. Большие уши, недопустимые в условиях низких температур, возникли как приспособление к жизни в жарком поясе (рис. 133).

А животные тропиков имеют просто огромные уши (слоны, кролики, копытные). Показательны уши африканского слона, площадь которых составляет 1/6 часть поверхности всего тела животного. Они имеют обильную иннервацию и васкуляризацию. В жаркую погоду у слона через кровеносную систему раковин ушей проходит примерно 1/3 часть всей циркулирующей крови. В результате усиленного кровотока во внешнюю среду отдается излишнее тепло.

Еще больше впечатляет своими адаптационными способностями к высоким температурам житель пустыни заяц Lapus alleni. У этого грызуна 25% всей поверхности тела приходится на голые ушные раковины. Неясно, какова главная биологическая задача таких ушей: вовремя зафиксировать приближение опасности или участвовать в терморегуляции. Как первая, так и вторая задача решаются зверьком очень эффективно. У грызуна тонкий слух. Развитая кровеносная система ушных раковин с уникальной сосудодвигательной способностью обслуживает только терморегуляцию. За счет усиления и ограничения кровотока через ушные раковины животное меняет теплоотдачу на 200–300%. Его органы слуха выполняют функцию поддержания теплового гомеостаза и экономии воды.

Благодаря насыщенности ушных раковин термочувствительными нервными окончаниями и быстрым сосудодвигательным реакциям с поверхности ушных раковин во внешнюю среду отдается большое количество лишней тепловой энергии и у слона, и особенно у лепуса.

Хорошо вписывается в контекст обсуждаемой проблемы и строение тела родственника современных слонов — мамонта. Этот северный аналог слона, судя по сохранившимся останкам, обнаруженным в тундре, был значительно крупнее своего южного родственника. Но уши мамонта имели

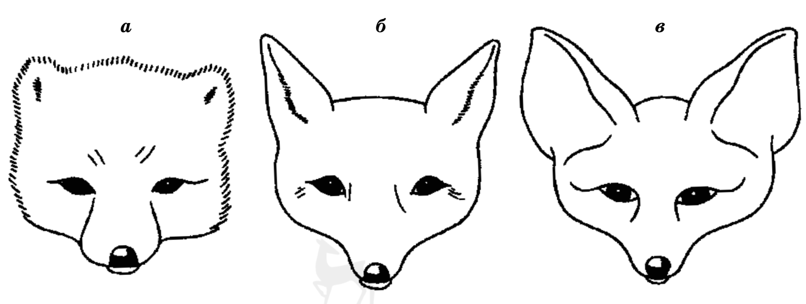


Рис. 133
Относительная величина ушных раковин у полярного песца (а), европейской лисицы (б) и южной лисицы фенек (в)

меньшую относительную площадь и к тому же были покрыты густой шерстью. Мамонт имел относительно короткие конечности и короткий хобот.

Длинные конечности невыгодны в условиях низких температур, так как с их поверхности теряется слишком много тепловой энергии. Но в условиях жаркого климата длинные конечности являются полезной адаптацией. В пустынных условиях верблюды, козы, лошади местной селекции, а также овцы, кошки, как правило, длинноноги.

По данным H. Hensen, в результате адаптации к низким температурам у животных меняются свойства жира подкожных отложений и костного мозга[97]. У арктических животных костный жир из фаланги пальцев имеет низкую точку плавления и не застывает даже в лютые морозы. Однако костный жир из костей, которые не контактируют с холодной поверхностью, например из бедренной кости, имеет обычные физико-химические свойства. Жидкий жир в костях нижней части конечностей обеспечивает теплоизоляцию и подвижность суставов.

Накопление жира отмечается не только у северных животных, для которых он служит теплоизоляцией и источником энергии в период, когда корм недоступен по причине тяжелого ненастья. Жир накапливают и животные, обитающие в жарком климате. Но качество, количество и распределение жира по телу у северных и южных животных разное. У диких арктических животных жир распределяется в подкожной клетчатке равномерно по всему телу. У животного при этом образуется своеобразная теплоизолирующая капсула.

У животных умеренного пояса жир как теплоизолятор накапливается лишь у видов со слабо развитым шерстным покровом. В большинстве случаев накопленный жир служит источником энергии в голодный зимний (или летний) период.

В жарком климате подкожные жироотложения несут другую физиологическую нагрузку. Распределение жировых отложений по телу животных характеризуется большой неравномерностью. Жир локализуется в верхней и задней частях тела. Например, у копытных африканских саванн жировая подкожная прослойка локализуется вдоль позвоночника. Она защищает животное от палящего солнца. Брюхо при этом абсолютно свободно от жира. Это также имеет большой смысл. Более холодная по сравнению с воздухом земля, трава или вода обеспечивает эффективный отвод тепла через брюшную стенку в отсутствие жировой прослойки. Небольшие жировые отложения и у животных в жарком климате являются источником энергии на период засухи и связанного с ней голодного существования травоядных.

Внутренний жир животных в жарком и засушливом климате выполняет еще одну чрезвычайно полезную функцию. В условиях недостатка или полного отсутствия воды внутренний жир служит источником воды. Специальные исследования показывают, что окисление 1000 г жира сопровождается образованием 1100 г воды.

Образцом неприхотливости в засушливых условиях пустыни служат верблюды, курдючные и жирнохвостые овцы, зебувидный скот. Масса накопленного в горбах верблюда и курдюке овцы жира составляет 20% от их живой массы. Расчеты показывают, что 50-килограммовая курдючная овца при себе имеет запас воды около 10 л, а верблюд еще больше — около 100 л. Последние примеры иллюстрируют морфофизиологические и биохимические адаптации животных к экстремальным температурам. Морфологические адаптации распространяются на многие органы. У северных животных имеет место большой объем желудочно-кишечного тракта и большая относительная длина кишечника, у них откладывается

[97] *Hensen H.* Adaptation of domestic animals. Philadelphia, 1968. P. 183–193.

больше внутреннего жира в сальниках и околопочечной капсуле.

У животных аридной зоны имеется ряд морфофункциональных особенностей системы мочеобразования и выделения. Еще в начале XX в. морфологи обнаружили различия в строении почек пустынных животных и животных умеренного климата. У животных жаркого климата более развит мозговой слой за счет увеличения прямоканальцевой части нефрона.

Например, у африканского льва толщина мозгового слоя почек составляет 34 мм, а у домашней свиньи — всего 6,5 мм. Способность почек концентрировать мочу положительно коррелирует с длиной петли Гендле.

Кроме структурных особенностей у животных аридной зоны найдены функциональные особенности мочевыделительной системы. Так, для кенгуровой крысы нормальным является выраженная способность мочевого пузыря реабсорбировать воду из состава вторичной мочи. В восходящем и нисходящем каналах петли Гендле происходит фильтрация мочевины — процесс, обычный для клубеньковой части нефрона.

В основе адаптационного функционирования мочевыделительной системы лежит нейро-гуморальная регуляция с ярко выраженной гормональной составляющей. У кенгуровой крысы концентрация гормона вазопрессина повышена. Так, в моче кенгуровой крысы концентрация данного гормона составляет 50 ед/мл, у лабораторной крысы — всего 5–7 ед/мл. В ткани гипофиза кенгуровой крысы содержание вазопрессина равно 0,9 ед/мг, у лабораторной крысы — в три раза меньше (0,3 ед/мг). При депривации воды различия между животными сохраняются, хотя секреторная активность нейрогипофиза усиливается как у одного, так и у другого животного.

Потеря живой массы при депривации воды у аридных животных ниже. Если верблюд за рабочий день, получая лишь сено низкого качества, теряет 2–3% от живой массы, то лошадь и осел в тех же условиях потеряют 6–8% живой массы за счет обезвоживания.

Температура среды обитания оказывает значительное влияние на структуру кожных покровов животных. В холодном климате кожа толще, шерсть гуще, имеется подпушек. Все это способствует снижению теплопроводности поверхности тела. У животных жаркого климата все наоборот: тонкая кожа, редкая шерсть, низкие теплоизолирующие свойства кожи в целом.

17.2 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ

Строго говоря, физические, химические и физиологические процессы протекают не изолированно, а в тесном взаимодействии. Но для удобства изучения мы допустим рассуждения о физиологических адаптациях как об условно самостоятельных явлениях. Физиологические процессы адаптации лежат в основе всех известных адаптивных явлений. Для доказательства этого тезиса достаточно упомянуть о том, что любой вид адаптации в самом начале предполагает восприятие стимула при помощи сенсорных систем. Другими словами, ответ организма начинается с активизации функций нервной системы с последующими вегетативными и соматическими изменениями, в основе которых лежат физические, химические и физиологические процессы.

Морфологические адаптации вырабатываются на протяжении длительного времени и остаются у всех представителей популяции. Физиологические адаптации вырабатываются за менее короткий временной промежуток. А по механизму включения они имеют срочный характер. Физиологические адаптации призваны обеспечивать немедленную реакцию организма на действие неблагоприятного фактора среды. Они быстро включаются и прекращаются.

По временным характеристикам они могут быть быстрыми и скоротечными, замедленными и продолжительными. Любой физиологический процесс управляется нервной и гуморальной системами. Нервная система инициирует быструю реакцию на изменение стимула. Гуморальный механизм контролирует затяжные адаптационные процессы.

Под физиологической адаптацией в чистом виде исследователи понимают адаптивность терморегуляции, работы сердца, обмена воды, газообмена и поддержания электрического равновесия нервной системы (А. Д. Слоним, 1971; К. Шмидт-Ниельсен, 1982).

Способность к поддержанию относительного постоянства температуры тела, т. е. гомойотермия, явилась важнейшим эволюционным приобретением (ароморфозом). Этот ароморфоз позволил теплокровным млекопитающим и птицам занять экологические ниши, недоступные для пойкилотермных животных (заполярье, пустыни, тропики).

У полярных млекопитающих приспособленность к условиям низких температур имеет крайнее проявление. Разница между температурой окружающей среды и температурой тела у полярного волка и песца достигает 74°C. У снежной куропатки эта разница превышает 80°C! Пределы выживаемости в условиях низких температур наглядно демонстрируют данные таблицы 26.

Таблица 26

Выживаемость некоторых видов животных в условиях низких температур среды

Животные	Температура окружающей среды, °C	Время выживания
Полярные млекопитающие	–40	Не ограничено
Кролик	–35	3,5–6,5 часов
Крупный рогатый скот	–13	2 недели
Крыса	–35	45–120 минут
Утка	–40	16 суток
Голубь	–40	16–30 часов
Воробей	–30	3–5 часов

Выживаемость животных при низких температурах среды определяется двумя факторами: теплоизолирующими свойствами покровных тканей и способностью животных повышать обмен веществ при охлаждении. Последнее свойство животных базируется на вегетативных реакциях организма и хорошо развито у полярных животных. Так, у белого медведя основной обмен повышается при температуре воздуха –50°C, у песца — при –40°C, у грызунов — при 15°C.

Критически опасной температурой даже для полярных животных считается температура ниже –50°C, хотя отдельные представители, например эскимосская лайка или песец, поддерживают температуру тела на уровне 38–40°C даже при температуре воздуха около –80°C.

Еще более живуч снежный козел, обитающий в горах Аляски. У него обнаружен, вероятно, самый совершенный механизм поддержания температуры тела и сохранения жизнеспособности в условиях предельно низких температур среды. Его обмен веществ остается неизменным в широком диапазоне внешних температур: от +20°C до –20°C. Лишь при –30°C у этого животного удалось зарегистрировать повышение обмена веществ. В 50-градусный мороз снежный козел увеличивает потребление кислорода на 30%, что достаточно для активного образа жизни. Для сравнения отметим, что у ежа при понижении температуры среды осенью до 5–6°C обмен веществ возрастает в 3–5 раз по сравнению с летними условиями.

Постоянство температуры тела является результатом теплопродукции и теплоотдачи. У теплокровных животных главным источником тепла являются многочисленные биохимические процессы, протекающие с затратами энергии.

Энергия химических связей питательных веществ в конце концов превращается в тепловую энергию. Энергопродукция обеспечивает основной обмен (работоспособность всех физиологических систем в состоянии физиологического покоя) и продуктивный обмен (работу скелетных мышц, рост плода, лактопоэз).

Основными тепловыми генераторами животного организма выступают:

- мышцы (до 50% всей теплопродукции организма);
- печень (15–20% тепла);
- легкие и почки (7–12% тепла);
- желудочно-кишечный тракт (10% тепла).

У жвачных животных заметная часть теплопродукции принадлежит симбиотическим микроорганизмам преджелудков и толстого отдела кишечника. Инфузории, бактерии и грибы, населяющие эти отделы пищеварительного тракта, гидролизуют до 80% клетчатки, 70% протеина и 60% липидов рациона.

У пойкилотермных животных внутреннее производство тепла, как правило, превышает собственные потребности. Поэтому в естественной среде обитания значительная часть метаболического тепла выделяется во внешнюю среду. Даже в нормальных температурных условиях пойкилотермные гораздо больше рискуют перегреться, чем переохладиться. При понижении температуры среды обмен веществ хладнокровных животных понижается без отрицательных последствий. При падении температуры воздуха до критической величины животные впадают в спячку.

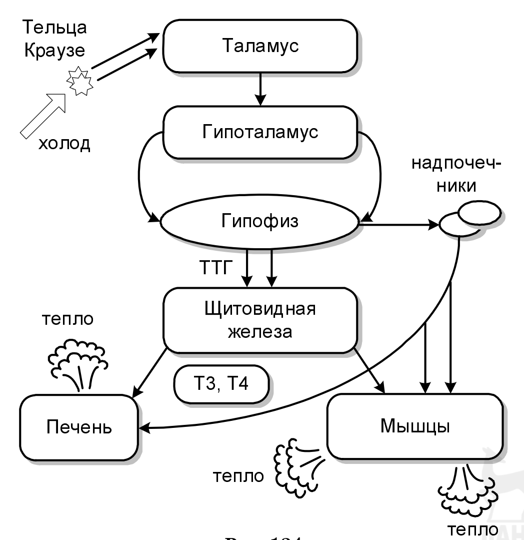


Рис. 134
Схема регуляции термического гомеостаза у теплокровных животных при воздействии холода

У теплокровных животных ответ на понижение температуры среды иной. Они повышают обмен веществ и, следовательно, теплопродукцию. Регулятором этого жизненно важного механизма выступает гипоталамус (рис. 134).

Афферентный поток, возникающий в результате возбуждения холодовых рецепторов (телец Краузе), через таламус и гипоталамус активизирует продукцию аденокортикотропного гормона (АКТГ) и тиреотропного гормона (ТТГ) гипофизом. Под влиянием АКТГ надпочечники выделяют в кровь катехоламины, а щитовидная железа секретирует тиреоидные гормоны T_3 и T_4. Адреналин и тироксин в печени и мышцах усиливает термогенез за счет окисления АТФ. В результате выделяется дополнительное количество тепла, которое согревает тело животного.

Кроме того, под влиянием адреналина активизируется деятельность сердечной мышцы. В результате усиления кровообращения к поверхности тела в единицу времени поступает больше крови и выносится дополнительное тепло, которое повышает температуру кожи и тормозит образование рецепторного потенциала в тельцах Краузе. Афферентный поток с холодовых рецепторов ослабевает, стимулирующее влияние таламуса прекращается.

Однако основной обмен обладает некоторой инертностью. Поэтому теплопродукция некоторое время после прекращения действия холодового фактора остается повышенной.

В основе отведения тепла лежат четыре физических явления: излучение, кон-

векция, проведение и испарение. В комфортных температурных условиях основным способом отведения тепла от организма животного являются излучение и проведение. Последний путь теплоотдачи может стать основным, когда животное контактирует с более холодной средой (например, когда собака лежит на снегу или свинья валяется в грязи).

Излучение становится основным способом теплоотдачи у животных, которые стоят на месте. Теплоизлучение выдает затаившееся животное тем хищникам, которые имеют соответствующий механизм рецепции. Очень высокую чувствительность к тепловым лучам имеют змеи. Некоторые из них фиксируют присутствие крысы или другого грызуна даже тогда, когда температура тела жертвы превышает температуру окружающей среды всего на 0,01°С. Столь высокая термическая чувствительность змей оправдана в условиях пустыни, где обитатели стремятся к тому, чтобы температура поверхности их тела как можно меньше отличалась от горячей поверхности земли.

В жару основным и наиболее эффективным способом отведения избыточной тепловой энергии является испарение воды. При переходе из жидкого состояния в газообразное (пар) происходит поглощение энергии. Для испарения 1 г воды требуется около 600 кал тепловой энергии. Посредством испарения тепло выделяется с поверхности кожи и через слизистые оболочки органов дыхания. У самцов отдельных видов животных дополнительно имеет место испарение воды со слизистой полового члена — тепловая эрекция жеребцов, ослов, верблюдов, слонов. При тепловых нагрузках у собак, многих видов птиц, а также у жвачных животных жаркого пояса резко возрастает теплоотдача за счет усиления испарения через слизистые оболочки верхних дыхательных путей.

Животные используют разные приемы охлаждения своего тела (рис. 135).



Рис. 135
Различные этологические приемы использования воды для охлаждения тела:
а — пресмыкающееся; *б* — американский суслик; *в* — койот.

Пресмыкающиеся усиливают теплоотдачу за счет испарения воды с поверхности кожи, псовые используют температурную одышку, американский антилоповый суслик натирает голову слюной для охлаждения за счет последующего испарения слюны.

Для подавляющего большинства видов животных в условиях температурного комфорта основным местом испарения воды при терморегуляции является все-таки кожа. По данным Г. Тангля, лактирующая корова живой массой от 300 до 800 кг испаряет через кожу от 6 до 16 л воды. На испарение через кожу у лошадей приходится 5–8 л, у взрослых свиней — 2,0–2,5 л, у стриженных овец — около 2,5 л воды. Таким образом, суточная теплоотдача за счет испарения воды через кожу у коровы доходит до 9600 ккал, у лошадей — до 4800 ккал, у свиней и овец она составляет от 1200 до 1500 ккал на одну голову.

Очевидно, что путь теплоотдачи, который используется организмом животного, определяется силой теплового фактора. М. Ковальчикова и К. Ковальчик (1978)

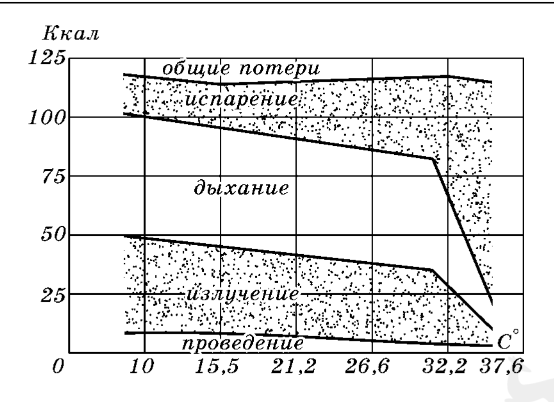


Рис. 136
Пути выведения тепла из организма свиньи при разных температурах среды

приводят следующие данные о влиянии температуры среды на отведение тепла из организма на примере домашней свиньи (рис. 136).

До температуры воздуха 30°С основным способом теплоотдачи у свиньи является дыхание и излучение. Когда разница между температурой тела животного и температурой окружающей среды становится минимальной или вовсе пропадает, излучение тепла прекращается. Главным способом избавления от избыточного тепла становится испарение. У свиней важную роль в терморегуляции играют конечности, уши и хвост. Интересно, что при температуре окружающей среды 5°С температура выступающих частей тела у животного существенно ниже, чем при температуре 25°С. Так, температура ушей при 5°С составляет всего 15°С, при температуре воздуха 15°С температура ушей поднималась до 27°С, при 25°С уши нагреваются до температуры 36°С (рис. 137).

Аналогичные изменения происходят и с температурой хвоста свиньи. В целом за счет изменения кровоснабжения разных участков кожи у свиньи суммарные теплопотери с поверхности тела в неблагоприятных условиях изменяются в пределах 70%.

У северных животных при резком понижении температуры среды дыхание становится редким, медленным, но глубоким. За счет изменения дыхания сокращается теплоотдача организма.

При кратковременном воздействии низких температур на животных, для которых холод не является привычным фактором (песчанки, крысы, мыши), наоборот, частота дыхания повышается вследствие усиления обмена веществ и роста теплопродукции. Но при длительном пребывании в условиях низких температур (совместимых с жизнью) у этих животных, как и у северных аборигенов, дыхание со временем замедляется.

При превышении температуры окружающей среды до значений, превышающих верхний предел зоны температурного комфорта, у всех видов животных развивается *полипноэ* (гиперпноэ, физиологическая одышка). В этой ситуации полипноэ выступает как фактор физической терморегуляции. Существует тесная об-

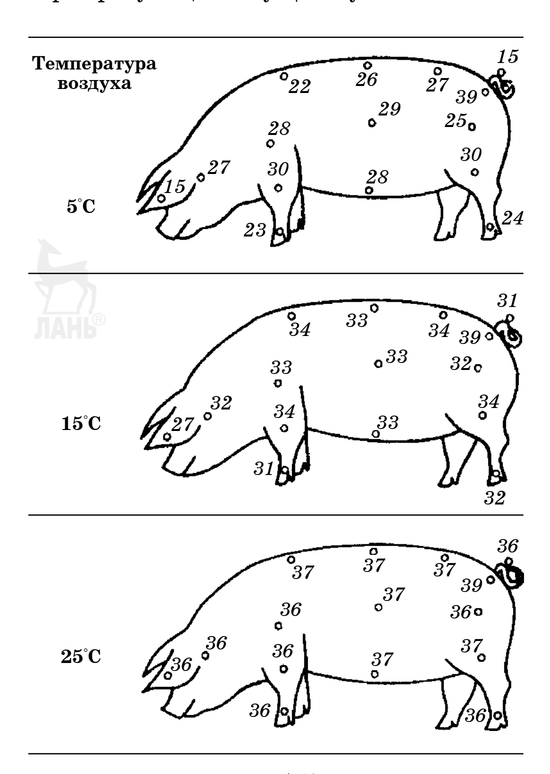


Рис. 137
Изменения температуры поверхности ушных раковин свиньи при разных значениях температуры окружающей среды

ратная связь между полипноэ и потоотделением. Полипноэ наиболее выражено у животных со слабо развитыми потовыми железами. Особенно ярко проявляется термическая одышка у хищников, у которых частота дыхания возрастает на два порядка и достигает 600 за 1 минуту. У ежей частота дыхания достигает 240 за минуту, у мышей еще больше. У коров, овец и коз полипноэ может иметь затяжной характер (весь жаркий день), но частота дыхания у них при этом не превышает 200 за минуту. Длительное полипноэ приводит к *акапнии* — снижению содержания CO_2 в крови и к изменению кислотно-щелочного равновесия организма (алкалозу).

У человека хорошо развиты потовые железы. Поэтому частота дыхания даже при температуре окружающей среды 70–80°С (температура сауны) у него составляет порядка 50–60 за 1 минуту.

Показательна и реакция сердечно-сосудистой системы на изменения температуры среды. Изменения частоты дыхания сопровождаются изменением частоты сердечных сокращений. Реакции сердца на охлаждение у разных животных неодинаковы. У адаптированных к холоду животных фиксируют снижение частоты пульса. Но у животных, которые не адаптированы к воздействию холода, отмечают прямо противоположный ответ сердца — тахикардию. Например, охлаждение до −4°С у лабораторных крыс только хвоста вызывает повышение частоты сердечных сокращений на 50–100%.

Помимо сердечной мышцы реактивностью на термический фактор обладает и сосудистая система. У привычных к холоду животных при резком охлаждении обнаруживают спазмы периферических сосудов. Южане в этой ситуации демонстрируют прямо противоположную реакцию. У них имеет место расширение сосудов, т. е. усиление кровообращения в периферических сосудах. В связи с этим уместно будет упоминание о «моржах» — людях, которые регулярно купаются зимой в открытых водоемах. Кратковременное погружение в прорубь вызывает у них гиперемию кожных сосудов (сильное покраснение кожи). Когда в сильный мороз «моржи» вылезают из проруби, их тело имеет красный цвет и от них идет пар. Это говорит о том, что температура поверхности тела человека в этих экстремальных условиях намного превышает температуру окружающей среды.

В условиях высоких температур у животных увеличивается приток крови к органам-теплообменникам (уши, хвост, конечности). Для этих органов характерно особое строение сосудистой системы. В них имеются артериально-венозные теплообменники. Такие специфические системы кровоснабжения описаны в конечностях собак (рис. 138), в коже крупного рогатого скота, в хвосте грызунов.

Параллельное и близкое расположение артерий и вен позволяет эффективно выводить из организма избыточное тепло. Артериальная кровь имеет температуру, близкую к физиологической температуре тела. В противотоке часть тепловой энергии забирает венозная кровь. Вены располагаются близко к поверхности, зачастую прямо под кожей. Следовательно, за счет повышения температуры венозной крови

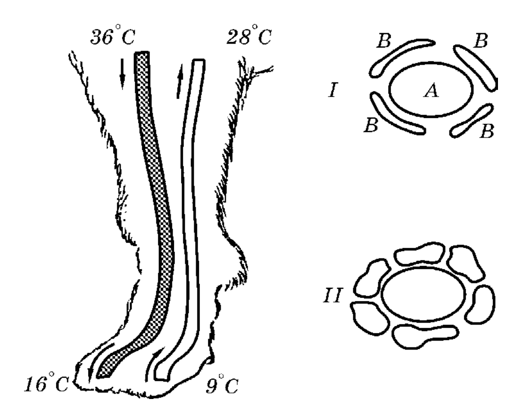


Рис. 138
Работа артериально-венозного теплообменника в передней конечности собаки:
I — в тепле; *II* — на холоде; *A* — артерия; *B* — вена.

происходит некоторый подогрев поверхности конечности, хвоста или другой части тела. Для животных в условиях низких температур это перераспределение тепла имеет большое значение. За счет противоточного механизма конечности защищаются от обморожения и остаются в рабочем состоянии в экстремальных температурных условиях среды.

У крупного рогатого скота и близких к нему видов животных противоточный механизм кровообращения имеется в межреберных мышцах. Артерии этих мышц выходят к поверхности тела на спине и боках, где ветвятся и образуют с венами анастомозы — так называемую «чудесную сеть». При гиперпноэ (одышке) межреберные мышцы отдают тепло прилегающим кровеносным сосудам. В силу высокой теплоемкости крови мышцы эффективно охлаждаются. Температура поверхности тела повышается, следствием чего выступает рассеивание этого тепла во внешнюю среду.

Таким образом, за счет химической и физической терморегуляции гомойотермные животные поддерживают температуру тела и сохраняют высокую функциональную активность даже в условиях экстремальных температур.

17.3. ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ КАК РЕАКЦИЯ АДАПТАЦИИ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

В своей основе любой поведенческий акт является реакцией на изменение внешней (внутренней) среды и нацелен на адаптацию организма к этим изменениям. В этом смысле температурный фактор не может быть исключением из общего правила. Животные располагают наряду с физиологическими, биохимическими и морфологическими еще и этологическими приемами адаптации к опасным температурным изменениям.

Конечно, наиболее эффективным поведенческим приемом сохранения теплового гомеостаза является уклонение от неблагоприятного фактора среды. С этой целью животные используют как индивидуальные локомоции, так и преимущества группового поведения. Например, свиньи в жару при возможности ложатся в грязь, коровы уходят в тень или воду. Стадные животные (овцы) в отсутствие тени, навеса сбиваются в группы и прячут голову в тени, которую создают соседи.

Коллективные насекомые — пчелы — в жаркие летние дни покидают улей, а оставшиеся в гнезде рассредоточиваются и проводят активную вентиляцию улья за счет интенсивной вибрации крыльев.

Пресмыкающиеся могут изменять окраску своего тела и за счет этого корректировать тепловой обмен. Эксперименты показали, что у игуаны кожа отражает 6,2% лучей с длиной волны от 320 до 1100 мкм. У ее пустынного родственника Pherynosoma plathyshinos кожное отражение солнечных лучей составляет 35%. За счет осветления кожи спины и живота фактическое отражение светового потока у пустынных рептилий многократно превышает отражающую способность кожи рептилий, обитающих во влажных местах.

При наступлении холодов животные включают механизмы термогенеза и снижения теплоотдачи прежде всего за счет физиологических процессов терморегуляции и изменения поведения. Пчелы собираются в плотный комок и аккумулируют тепло на ограниченной площади сот. Куры садятся на насест, плотно прижимаясь друг к другу. Овцы в снежную бурю образуют плотные скопления и таким образом защищаются от ветра и снега.

При существенном понижении температуры среды включаются и механизмы биохимической терморегуляции. Исследования, выполненные на птицах и млекопитающих, обнаружили явление, которое

получило название *несократительного термогенеза*.

Понижение температуры среды стимулирует термопродукцию за счет расщепления АТФ в некоторых скелетных мышцах, имеющих второстепенное значение для локомоций. Внешним проявлением этого процесса служит появление у животных *тремора* — видимой дрожи. Методом миоэлектрографии показано участие в несократительном термогенезе таких мышц, как мышцы спины, шеи, передних конечностей, жевательных мышц.

Мышцы задних конечностей вовлекаются в процесс биохимической терморегуляции в последнюю очередь. Это логично: они больше других ответственны за движения, лежащие в основе поведенческих актов. Однако у водных млекопитающих (нутрия, ондатра) несократительный термогенез ярко проявляется именно у мышц конечностей и мышц спины.

Несократительный термогенез у грызунов выражен слабее, чем у других животных. У грызунов при охлаждении явно и раньше, чем у других мышцах, развивается тремор жевательных мышц. Мышцы конечностей и туловища включаются в термогенез только при очень сильном охлаждении. Но уровень изученности этого явления выше всего именно у грызунов.

Птицы в силу анатомической и этологической специфики имеют особенности мышечного термогенеза. У этой группы теплокровных животных наиболее активны в процессе несократительного термогенеза такие мышцы, как грудные мышцы и мышцы бедра.

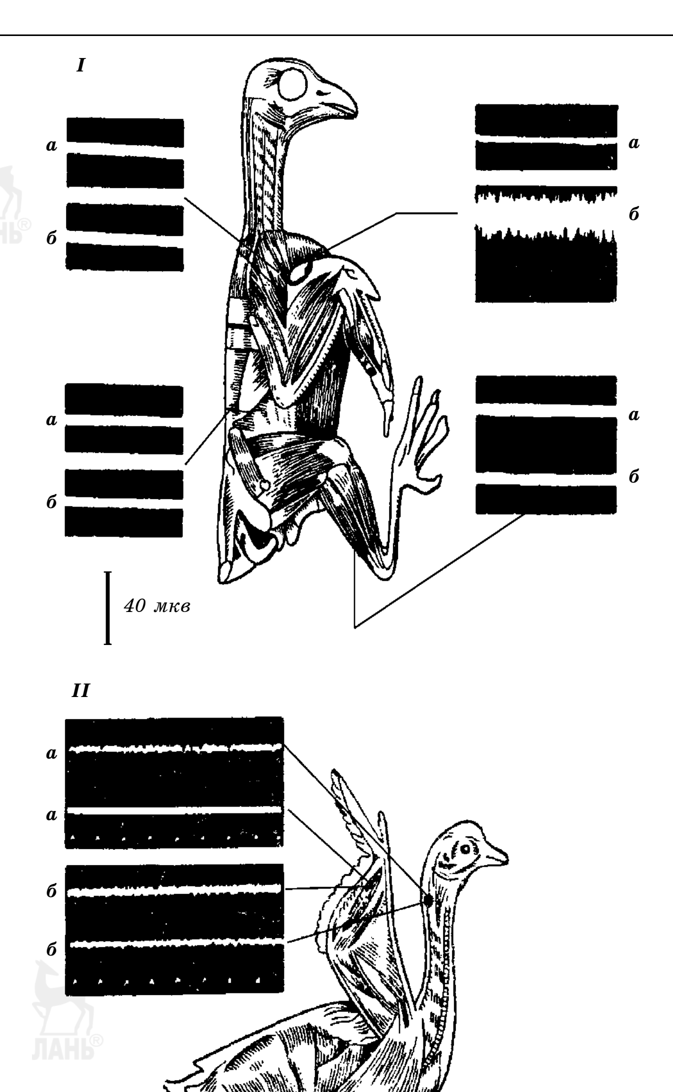


Рис. 139
Термогенез у птиц:
I — черный дрозд; *II* — домашний гусь; *а* — до охлаждения; *б* — после охлаждения.

Причем у водоплавающих птиц мышечный терморегуляционный тонус в первую очередь захватывает мышцы бедра, а у воробьиных — грудные мышцы. Различия между водоплавающими и сухопутными птицами наглядно иллюстрирует рис. 139.

У черного дрозда зарегистрирован терморегуляционный тонус лишь в грудных мышцах. У гуся в термогенезе принимают участие ряд скелетных мышц — мышцы бедра, грудные мышцы и мышцы крыла. Однако у гуся наиболее активно процесс идет в крупных мышцах бедра. Очевидно, что более высокая стойкость гусей к низким температурам связана, не в последнюю очередь, именно с хорошо выраженным несократительным термогенезом целого ряда скелетных мышц.

Черный дрозд и многие другие виды птиц и млекопитающих, которые выбирают тактику уклонения от контактов с низкими температурами (перелетные, мигрирующие, зимнеспящие животные), не обладают столь эффективным приемом термического гомеостатирования, как виды, сохраняющие высокую активность при низких температурах среды. Тропические виды животных вообще не имеют несократительного мышечного термогенеза. Поэтому экспериментальное понижение температуры среды обитания у животных тропического пояса приводит к снижению температуры тела и гибели животных от переохлаждения.

Животные, обладающие несократительным мышечным термогенезом, потенциально более адаптивны к низким температурам. Они способны находить свободные экологические ниши в биотопах высоких широт.



ГЛАВА 18

ДОСТУПНОСТЬ ПИЩИ КАК ФАКТОР, ВЛИЯЮЩИЙ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Пищевая доминанта принадлежит к внутренним побудительным мотивам поведения с высоким уровнем приоритетности. Голод соперничает с такими доминирующими мотивациями, как жажда, боль, страх, сексуальное возбуждение. Для поиска пищи и воды животные мобилизуют весь свой личный, коллективный и филогенетический опыт. Поэтому пищевое поведение видотипично. Однако по причине высокой биологической значимости пищевой потребности животные в состоянии голода и жажды часто ломают устоявшиеся стереотипы поведения. Так, многие виды диких животных в зимнее голодное время преодолевают страх перед человеком и перемещаются из леса в населенные пункты в поисках пищевых ресурсов. Синицы через форточки проникают в жилые и нежилые помещения. На окраинах городов, на свалках, вблизи животноводческих ферм зимой появляются кабаны, лисы, рыси и волки. Более того, кабаны и лисы даже в летнее неголодное время замечены практически в центре Москвы, на территории парка Сокольники. По утрам и вечерам, а также среди дня в ненастную погоду, когда на улице мало людей, животные обследуют места скопления мусора.

В США города северных штатов (Северная Дакота, Вайоминг) подвергаются просто бандитским нападениям со стороны одного из диких предков домашней собаки — койота. Койоты перестали бояться детей и стариков. Эти животные уже не ограничиваются посещением городских свалок и помоек. Проникновение койотов через окно в дом и опорожнение холодильников в отсутствие взрослых хозяев здесь стало распространенной проблемой.

На территории Мичиганского университета (Ист Лансинг) в сумерках следует с большой осторожностью проходить мимо мусорных ящиков. Автор этих строк на территории университета многократно подвергался внезапному дружному коллективному нападению енотов-полоскунов, которые избрали помойки в качестве своей новой пищевой ниши. Терпимость людей к енотам в населенных пунктах объясняется отчасти тем, что их линейные локомоции значительно уступают по скоростным характеристикам бегу человека.

Выше уже говорилось о том, что животные располагают развитым механизмом выбора приоритетности поведенческих мотиваций. При выборе пищевых ресурсов они руководствуются принципом доступности (правило экономии) и требованиями первостепенной необходимости. Так, домашняя собака часто отдает предпочтение тухлой рыбе (перед свежим кормом) или вовсе человеческому калу. Подобные «неэстетичные» пищевые предпочтения собаки имеют вполне убедительные причины. Тухлая (ферментированная) рыба

и кал содержат легко усвояемые питательные вещества (олигопептиды, олигосахара, жирные кислоты), а также большое количество витаминов группы В, незаменимых свободных аминокислот и минеральных веществ в усвояемой минерало-органической форме. Когда животные испытывают недостаток в тех или иных нутриентах, витаминах или минеральных веществах (а в городских условиях жизни у собак такое состояние развивается часто), они оптимизируют свое питание соответствующим пищевым поведением.

Северные олени подходят к человеческому жилью (стоянке) и поедают снег, пропитанный мочой человека, для удовлетворения своей потребности в натрии, который отсутствует в основном корме оленей — ягеле.

Не только пищевая доминанта ломает поведенческие стереотипы у животных. Не меньшую биологическую значимость имеет и половая доминанта. Поэтому в состоянии полового возбуждения животные также совершают нетипичные для них поведенческие действия. Половая доминанта может подавлять все поведенческие мотивации, включая пищевую мотивацию и эмоцию страха перед человеком. Именно так происходит с волками. Интенсивный отстрел волка в северной части европейской территории России в 1950–1960-е гг. привел к тому, что в лесах появились гибриды волка и домашней собаки. Обычно волк относится к домашней собаке не породственному. В глазах волка собака — это такая же добыча, как заяц, кабан или овца. Возможно, в лице домашней собаки волк видит пищевого конкурента. Однако в экстремальных условиях, вызванных уничтожением самцов, волчицы в период половой охоты утрачивают агрессивность по отношению к домашним собакам и идут на сближение с ними для спаривания. В результате в дикой популяции волка появляются гибридные особи с особыми этологическими свойствами. Гибрид волка и собаки при большой физической силе и наследуемом от волка инстинкте охотника утрачивает характерный для волка страх перед человеком. Поэтому гибрид проявляет удвоенную дерзость и свирепость при нападении на человека и домашних животных, т. е. занимает дополнительные пищевые ниши.

Доступность воды и поведение животных. Жажда является более приоритетным стимулом поведения животных по сравнению с голодом. Проблемы с обеспечением организма водой прежде всего касаются животных, обитающих в жарком климате. В зоне умеренного климата отсутствие питьевой воды не имеет таких тяжелых последствий для животных, как в низких широтах. Сочная растительность, в достатке имеющаяся в районах с умеренным климатом, обеспечивает животных влагой и в отсутствие питьевой воды. Однако появление жажды у животных не обязательно вызвано высокими температурами и дефицитом питьевой воды. Высокая осмоляльность внутренней среды может развиться в случае избыточного поступления в организм животного солей (прежде всего хлорида натрия), выделения из организма большого объема воды, как это бывает у высокопродуктивных лактирующих коров с молоком или в процессе родов с околоплодными водами.

Жажда служит очень сильной мотивацией поведения животных. Эмоция жажды создает условия для первоочередного удовлетворения потребности в воде. Приоритетность питьевого поведения при жажде биологически оправдано. Во-первых, у подавляющего большинства животных не существует органов депонирования воды, т. е. вода не запасается животными впрок. Во-вторых, пагубные последствия дегидратации организма столь велики, что на ее фоне удовлетворение других потребностей выглядит полной бессмыслицей.

Частота приема воды зависит от многих факторов, среди которых можно назвать состав рациона, режим питания, температуру окружающей среды, физическую

нагрузку, лактацию у самок. На лабораторных крысах показано, что при кормлении животных сухими кормами ad libitum частота подходов к поилке равна 7–10 за сутки. При кормлении крыс влажными мешанками частота подходов к поилке сокращается в несколько раз. Собаки при одноразовом кормлении влажным кормом и при средней физической нагрузке зимой пьют 3–4 раза, а летом — до 10 раз.

Крупный рогатый скот при содержании в летнее время на пастбище пьет воду 3–4 раза. В условиях зимнего стойлового содержания кратность потребления воды у лактирующих коров возрастает в 2–3 раза. Однако количество потребляемой за один подход воды меньше, чем при содержании коров в летнее время на пастбище. Общее количество выпиваемой за сутки воды у лактирующих коров зависит главным образом от суточного удоя и влажности корма. В зимний стойловый период у коров черно-пестрой породы потребление воды достигает 50 л.

Специалисты отмечают наличие межпородных различий в потреблении воды животными. Браманский, зебувидный скот, буйволы пьют реже и при этом выпивают меньшее количество воды по сравнению с представителями европейских пород крупного рогатого скота. Межпородные различия характерны и для мелкого рогатого скота. Овцы и козы аридной зоны (например, курдючные овцы) более экономны в потреблении воды по сравнению с романовскими овцами.

В процессе эволюции у аборигенных видов засушливых районов выработался уникальный механизм рационального использования воды. Так, верблюд дромадер при наличии сочного корма вообще не пьет воду. В других условиях он потребляет от 1 до 60 л питьевой воды. Интересно, что состав молока лактирующей верблюдицы остается постоянным и не зависит от количества выпитой воды. При температуре воздуха 40–50°C верблюд, потребляя только сухие корма, остается активным и обходится без питьевой воды в течение 2–3 недель.

При более внимательном изучении проблемы можно обнаружить, что животные аридной зоны все-таки обладают способностью к резервированию воды в собственном организме. Роль депо воды у животных, адаптированных к постоянному дефициту влаги, выполняет скелетная мускулатура, соединительная ткань и паренхиматозные органы. Сезонные колебания концентрации воды в мясе туркменских овец лежат в пределах от 75% до 82%. Максимального уровня этот показатель достигает в мае после выпаса животных на сочных кормах. Осенью, т. е. после засушливого летнего периода с дефицитом воды, концентрация влаги в скелетной мускулатуре овец минимальна. Для сравнения отметим, что у животных умеренного климата с высоким уровнем атмосферных осадков содержание воды в скелетной мускулатуре не подвержено сезонным колебаниям и остается постоянным (75–76%) круглогодично. У архаромериносовых овец этот показатель существенно ниже, чем у овец засушливой зоны, — 55–60%.

Терпимость к дегидратации организма у разных видов и экологических типов животных неодинакова. Наиболее радикальные адаптации к дефициту воды приобрели пустынные животные. Аридные зоны населены представителями разных систематических групп. Такие аборигены пустынь типа беспозвоночных, как насекомые, пауки, скорпионы, обходятся без воды длительное время. Успех их существования в пустыне определяется тем, что на протяжении эволюции у них выработались все известные виды приспособлений к жизни в пустыне. Но ярче всего выглядят морфологические и поведенческие адаптации.

Поверхностные покровы тела пустынных животных в силу особого строения и функций минимизируют потери влаги. Так, испарение влаги через кожу у пустынных ящериц в 20 раз ниже, чем у их

родственника каймана, обитателя водоемов. Потери воды путем испарения через покровы тела у пустынных черепах (например, Gopherus agassizii) вообще близки к нулю. В одинаковых условиях содержания потери воды через кожу у кенгуровой крысы в 2–3 раза ниже, чем у лабораторных крыс и мышей.

Обитатели пустынь, полупустынь и степей имеют пониженный основной и продуктивный обмен. Это обстоятельство крайне важно для понимания особенностей их поведения. Низкий уровень обмена предполагает пониженную теплопродукцию. Количественные измерения выявили 2-кратную разницу в интенсивности основного обмена у большой песчанки и грызунов, не адаптированных к жизни в аридной зоне (лабораторные крысы, гребенщиковая песчанка).

Животные аридной зоны отличаются медлительностью и неповоротливостью. Представим на мгновение поведенческие стереотипы верблюда, хомяка или сурка. Движения этих животных отличаются особой рациональностью. Лишние движения требуют дополнительной энергии и воды. Любопытно, что для обслуживания мышечных сокращений у пустынных животных используется метаболическая вода, т. е. вода, образующаяся при окислении жиров и углеводов. Эта драгоценная вода не расходуется на терморегуляцию (охлаждение за счет испарения воды).

Часть пустынных членистоногих для экономии воды и сокращения испарения влаги через поверхностные ткани перешли на ночной образ жизни. В условиях дефицита влаги цикличность поведения животных подчинена задаче экономии влаги. Активность пустынных животных в середине дня — исключение. В ночное время в пустыне температура воздуха ниже, чем днем. Кроме того, ночью повышается относительная влажность воздуха, следовательно, и потери влаги животным организмом в ночное время сокращаются.

Некоторые членистоногие в качестве ниши обитания избрали норы грызунов, где температура воздуха также существенно ниже, а его относительная влажность выше. Способствует сокращению потерь воды и наличие хитинового покрова (интегумента) у скорпионов, пауков, насекомых.

Еще одним приспособлением этологического характера к условиям дефицита воды является роющая активность животных. Эта поведенческая адаптация дает возможность как беспозвоночным, так и эволюционно более развитым животным (например, песчанкам, крысам), использовать почвенную влагу и экономить воду за счет сокращения испарения с поверхности тела.

Описаны и другие поведенческие адаптации. Так, термиты выстраивают свои жилища, ориентируя их с севера на юг, что уменьшает нагревание в дневное время и способствует конденсации влаги ночью.

У тех животных, которые исчерпали свои поведенческие, физиологические и биохимические адаптационные возможности, может быть еще один инструмент адаптации — спячка и диапауза. Последнее явление проявляется в том, что животные приобретают резистентность к отсутствию воды и высокой температуре среды обитания путем снижения интенсивности обмена веществ. Диапауза предполагает прекращение роста, питания, размножения. У некоторых насекомых, особенно на стадии личинки, диапауза затягивается на несколько месяцев.

Помимо поведенческих и морфологических приспособлений аридные беспозвоночные обладают уникальными функциональными адаптациями системы мочеобразования. У представителей класса насекомых описано явление *криптонефрии*. Суть адаптации заключается в том, что моча из органов выделения поступает не во внешнюю среду, а в задний отдел кишечника, где вода из состава мочи подвергается абсорбции.

В целом пустынные животные вырабатывают малые объемы мочи, а их кал отличается низким содержанием влаги. Интересно, что в экспериментальных условиях депривация воды приводит к гибели животных зачастую не за счет дегидратации тела. У погибших животных обнаруживали закупорку кишечника из-за формирования чрезмерно твердого кала с очень низким содержанием влаги.

Количество образующейся и выделяемой мочи у верблюда существенно меньше, чем у других видов жвачных животных. К тому же верблюд обладает уникальной способностью *концентрировать мочу*.

У кенгуровой крысы за сутки образуется всего несколько капель мочи при очень высокой осмоляльности, которая достигается за счет высокой концентрации мочевины (23%) и хлорида натрия (9%). Для наглядности укажем, что у лабораторных крыс количество образующейся за сутки мочи на три порядка выше при более низкой концентрации мочевины и хлорида натрия. Отметим, что осмоляльность мочи у собаки и человека в 1,5–2 раза ниже, чем у лабораторной крысы.

Самая высокая способность почек к реабсорбции воды обнаружена у австралийской прыгающей мыши Nomis alexis. Осмотическое давление мочи этого животного в 3 раза выше по сравнению с мочой кенгуровой крысы и достигает 9370 мм/осм/л.

Пустынные беспозвоночные отличаются способностью извлекать пары воды из раскаленного солнцем воздуха. Поэтому животные отдельных видов не утрачивают жизнеспособности в отсутствие питьевой воды и влажного корма.

Насекомые пустынь очень экономно расходуют метаболическую воду своего тела — ту воду, которая образуется в результате окисления органических веществ.

Насекомые аридной зоны обладают способностью удерживать влагу в трахейных трубочках дыхательной системы. В результате выдыхаемый ими воздух содержит ничтожные количества паров воды.

Выше мы уже касались особенностей пустынных млекопитающих, направленных на экономию воды. Здесь лишь добавим, что верблюды, курдючные овцы и зебувидный скот длительное время обходятся без питьевой воды за счет создаваемых запасов жира в горбах и курдюках. При окислении жира выделяется достаточное количество воды, чтобы не только поддержать основной обмен, но и выполнять все необходимые движения, связанные с пищевым, половым поведением, защитными действиями.

Грызуны аридной зоны обладают уникальной способностью удовлетворять свои потребности в воде за счет метаболической влаги семян пустынных растений. Кенгуровая крыса не потребляет питьевую воду, поскольку, подобно насекомым, удовлетворяет свои потребности в воде за счет паров, содержащихся в атмосферном воздухе.

Пустынную мышь Perognathus fallox в течение 3 лет в лабораторных условиях содержали на сухих зернах без питьевой воды. Метаболической влаги семян было достаточно для того, чтобы грызуны в полной мере обеспечивали свой обмен веществ водой. За это время самки принесли многочисленное потомство, которое успешно выкармливали собственным молоком.

К. Шмидт-Ниельсен экспериментировал на кенгуровой крысе Dipodomis merriami — пустынном грызуне, обитающем в юго-западных штатах США и в пустынях Мексики. Ученый пришел к заключению, что кенгуровую крысу невозможно обезводить за счет лишения питьевой воды и кормления исключительно сухими злаковыми зернами. В продолжительном эксперименте содержание воды в теле зверька не изменялось. Однако толерантность животных к дефициту воды небеспредельна. Даже у кенгуровой крысы начинается дегидратация тела при относительной влажности воздуха ниже 8%. При такой низкой

влажности резко возрастает испарение воды с поверхности тела. Поскольку в реальной жизни относительная влажность атмосферного воздуха даже в пустынных районах выше этой критической отметки, угрозы обезвоживания организма аборигенов пустынь не существует.

Кенгуровая крыса при содержании на перловой крупе в климатической камере, в которую подается воздух с нулевой влажностью, начинает терять вес за счет дегидратации. Но уже при содержании 2–3 мг воды в одном литре воздуха живая масса грызуна стабилизируется. А при более высокой влажности воздуха живая масса крысы быстро нарастает за счет восстановления потерянной влаги. Вода необходима животным для терморегуляции и обслуживания метаболических процессов. У кенгуровой крысы можно вызвать обезвоживание организма путем увеличения метаболических затрат воды. В экспериментальных условиях такой результат получают при назначении животным высокобелковой диеты, например, за счет включения в рацион соевых бобов, жмыха, гороха. Образующаяся в процессе катаболизма азотсодержащих веществ мочевина повышает осмотическое давление и pH внутренней среды, т. е. изменяет одну из наиболее жестких констант гомеостаза. Для понижения осмотического давления и выведения мочевины из организма требуется вода. Поэтому белковая нагрузка приводит к дегидратации животного организма. Таким образом, становится понятным биологический смысл изменения поведения животных в условиях дефицита питьевой воды. В целях сохранения жизни животному остается одно — вообще отказаться от пищи.

В условиях высоких температур атмосферного воздуха и его низкой относительной влажности поведение животных меняется. Они ограничивают локомоции, сокращают потребление корма и становятся разборчивыми к его составу. В предельно экстремальных условиях пустынные животные прибегают к последнему маневру —

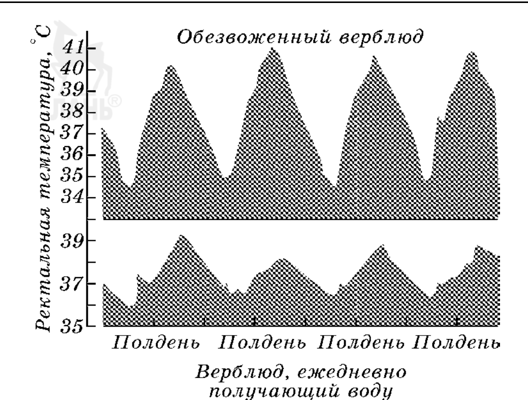


Рис. 140
Циркадные ритмы температуры тела верблюда

они впадают в спячку и таким образом экономят влагу и сохраняют жизнеспособность.

Интересные адаптации к дефициту воды демонстрируют верблюды. У этих животных интенсивность обмена веществ имеет «плавающий» характер. Она может повышаться и понижаться в зависимости от обстоятельств. Как уже отмечалось, у верблюда довольно специфическая гомойотермия. Фактически это животное не может называться гомойотермным, т. е. животным с постоянной температурой тела. Ректальная температура у верблюда в течение суток скачет от 33°C до 41°C (рис. 140).

При критически высоких температурах воздуха и отсутствии питьевой воды верблюд повышает теплоотдачу тела за счет иррадиации и излучения. При этом он не тратит воду на терморегуляцию через испарение. Параллельно с этим происходит снижение теплопродукции как следствие снижения уровня обмена веществ. Установлено, что верблюд способен на четверть понизить основной обмен. Однако остается неясным, каков механизм самоконтроля у верблюда.

Похожие возможности манипулирования напряжением обмена веществ демонстрируют йоги. Но следует подчеркнуть, что 25-процентное понижение обмена у человека не совместимо с жизнью.

Интересно выглядит и то, что верблюд не прибегает к поведенческим адаптациям.

Он не тратит энергию и воду на поиски тени или укрытия, не смещает свою активность на ночное время. Он экономит на другом. Локомоции верблюда отличаются медлительностью и плавностью, что обеспечивает меньшие затраты энергии и воды. При первой возможности животное ложится на живот или на бок, чем дополнительно сокращает затраты воды на обмен веществ и мышечные сокращения. Верблюд мало и редко мочится. При дефекации он выделяет горячий кал с очень низким содержанием воды. Последнее обстоятельство позволяет животному решить сразу три задачи: завершить процесс пищеварения, избавиться от избыточного тепла и сохранить воду.

Другую тактику в сходных условиях демонстрируют аборигенные овцы. На фоне верблюда они существенно отличаются тем, что прежде всего вовлекают в процесс адаптации этологический ресурс. Овцы пустынь активные действия переносят на то время суток, когда температура воздуха минимальна. Так, пищевая активность у них наиболее высока ранним утром. Еще до наступления полуденной жары животные уходят в тень под навес. Если тени в ближайшем окружении нет, курдючные овцы стараются отыскать подходящий участок (свободный от камней, в идеале сырой), на который ложатся животом. Такое поведение овец имеет большой смысл. В области живота у пустынных овец шерстный покров развит слабо или вовсе отсутствует. Поэтому контакт живота с относительно прохладной землей способствует избавлению от лишней тепловой энергии. Овцы, подобно верблюду, экономят воду на мочеиспускании и дефекации. У курдючных, каракульских и прочих аборигенных овец пустыни моча очень концентрированная, а кал просто напоминает камни — настолько в нем мало воды. Особенностью овец является и то, что потребление холодной воды у них вызывает снижение ректальной температуры на 1–2°C.

Особенности пищеварения у животных аридной зоны. Задаче экономии воды подчинены и процессы пищеварения у пустынных животных. Так, у овец специфика проявляется уже на стадии ротового пищеварения. У этих животных прием сухого корма не сопровождается усилением секреции слюнных желез смешанного типа, как это имеет место у всех других животных и человека. В формировании пищевого кома принимает участие только серозная слюна, выделяемая околоушными железами. Подчелюстная и подъязычная железы при приеме корма не активизируются. Интересно, что попадающий в ротовую полость песок также не вызывает усиления саливации, т. е. у пустынных овец нет того, что И. П. Павлов называл «отмывной слюной». У ягнят экспериментальное введение в ротовую полость мелкого песка вызывает классическую рефлекторную реакцию отторжения за счет усиленной саливации. Отмывающий эффект слюны у ягнят пропадает по мере их взросления, а у взрослых животных отсутствует полностью.

У других хорошо адаптированных к жизни в пустыне животных такой особенности ротового пищеварения не обнаружено. Так, пустынные песчанки после перевода с влажного корма на сухой демонстрируют классическую ответную реакцию застенных слюнных желез в форме усиления саливации. За счет усиления саливации они очищают ротовую полость от песка. Здесь будет интересным заметить, что у песчанок имеется своя особенность приема корма. Прежде чем взять корм в рот, песчанки тщательно отряхивают его от песка. Это поведенческая деталь имеет своей целью экономию слюны и, следовательно, воды.

Суммарный объем выделяемой слюны при приеме корма у всех пустынных животных меньше, чем, скажем, у собаки.

Общим свойством всех животных аридной зоны является и то, что у них *количество выделяемого желудочного, поджелудочного и кишечного сока больше* по

сравнению с животными умеренных зон. Следовательно, пониженная саливация у них компенсируется секреторной активностью желудка, кишечника, а также застенными пищеварительными железами — поджелудочной железой и печенью. Поэтому химус тонкого отдела кишечника у аборигенов пустынь имеет жидкую консистенцию и представляется гомеостатичной средой даже в условиях экстремальных температур и дефицита воды.

Показательно, что в межуточном обмене пустынных животных вода используется с большой эффективностью. У каракульских овец объем воды, которая всасывается через слизистую оболочку желудочно-кишечного тракта, в 2–3 раза превышает объем выпитой воды. Опыты с радиоактивной водой (помеченной тяжелым водородом) показали, что одна и та же молекула H_2O появляется в просвете желудочно-кишечного тракта до 10 раз, прежде чем она попадает в состав мочи или кала и выводится из организма.

У верблюда даже после 14-дневного лишения воды содержание воды в составе химуса тонкого отдела кишечника не изменилось и составляло около 97%. Кишечный гомеостаз поддерживался и за счет того, что поступление химуса в тонкий отдел кишечника из сычуга при дефиците воды сильно ограничивался.

У пустынных животных специфично и пищеварение в толстом отделе кишечника. Прежде всего, здесь происходит *интенсивная абсорбция воды* из химуса. У пустынных животных кал содержит намного меньше воды по сравнению с животными умеренного климата. Если у лабораторной крысы содержание воды в кале составляет 70%, то у кенгуровой крысы — всего 45%. Тот факт, что пустынные животные при депривации воды погибают от закупорки кишечника твердым калом, подчеркивает приоритетность экономии воды в метаболизме и важную роль толстого отдела кишечника в рационализации использования воды.

Еще одной специфической особенностью физиологии желудочно-кишечного тракта животных аридной зоны является его необычайно *высокая экскреторная активность*. Дефицит воды неизбежно приводит к повышению осмоляльности внутренней среды. Однако неизменность осмотического давления протоплазмы и межклеточной жидкости представляет одно из обязательных условий жизнедеятельности клетки. Повышение осмоляльности крови, лимфы и других биологических жидкостей несовместимо с жизнью высших животных. Именно по этой причине осмотическое давление крови выступает как жесткая константа гомеостаза. Каким же образом при дефиците воды удается удержать осмос в рамках физиологической нормы?

В обычных (неэкстремальных) условиях лишние соли и мочевина выводятся из животного организма через почки в составе мочи. У животных аридной зоны образуется небольшое количество мочи. Поэтому избыток солей и катаболитов у них удаляется другим путем, а именно через органы пищеварения.

У большой песчанки — удобного объекта для моделирования водного голодания — интенсивность диуреза чрезвычайно низкая. В отсутствие воды количество мочи у нее дополнительно сокращается. Но на этом фоне происходит 100%-ное увеличение зольности кала, т. е. функцию экскреции солей берет на себя желудочно-кишечный тракт и прежде всего толстый отдел кишечника. Кроме солей через стенку пищеварительного канала удаляется из организма и мочевина.

В целом, у животных аридной зоны зафиксирована высокая толерантность к мочевине. У пустынных грызунов концентрация мочевины в крови при дефиците воды возрастает 10-кратно без вреда для организма. При этом мочевина в больших количествах выделяется с калом. Мочевина экскретируется в составе различных пищеварительных соков (слюна, желудочный, кишечный, панкреатический сок,

желчь) и непосредственно через слизистую оболочку по всей длине желудочно-кишечного тракта. При водном голодании мочевину в повышенных концентрациях находят даже в составе желудочного химуса.

Таким образом, система пищеварения у животных аридной зоны принимает активное участие в экономии воды и поддержании водно-солевого гомеостаза.

Кожно-легочный механизм экономии воды. Испарение воды с поверхности тела в условиях высоких температур воздуха предотвращает перегрев организма. Из всех известных механизмов теплоотдачи (испарение, проведение, излучение, конвекция) испарение воды является наиболее эффективным средством. Однако в большинстве районов нашей планеты с жарким климатом возникает дефицит воды, т. е. в жарком климате, где вода необходима в первую очередь, ее не хватает. Вода рек, озер, прудов испаряется, а растительность, поначалу сочная, выгорает.

Поэтому у животных аридной зоны в процессе эволюции выработался очень эффективный механизм экономии воды, и прежде всего за счет испарения с поверхности кожи. Например, при температуре воздуха 30°С у лабораторных крыс и большой песчанки при равной живой массе и приблизительно одинаковой площади поверхности тела отмечается 2-кратная разница в количестве испарившейся воды за единицу времени. Причем у лабораторной крысы повышение температуры воздуха от уровня температурного преферендума до +30° сопровождается резким возрастанием испарения воды через кожу.

К. Шмидт-Ниельсен после обобщения объемного экспериментального материала пришел к выводу, что кожно-легочные потери воды у животных аридной зоны на 1/3 ниже, чем у домашних животных. Экономия на испарении воды через кожу обнаружена у всех пустынных грызунов — крыс, песчанок, сусликов, мышей.

В основе водной экономии лежат морфофункциональные особенности кожи и органов дыхания пустынных животных. У последних кожа сухая и лишена потовых желез. Развитый кожный эпидермис создает дополнительную защиту и противодействует испарению воды. Такой же эффект создает и небольшая жировая прослойка вдоль хребта, которая имеется у большинства животных аридной зоны.

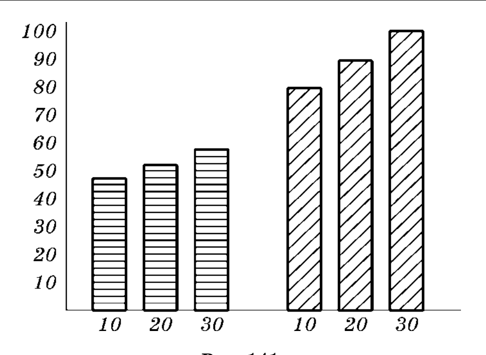


Рис. 141

Кожно-легочные потери воды у большой песчанки и лабораторной крысы при температуре среды обитания 10, 20 и 30°С

Нельзя недооценивать и роль органов дыхания в экономии воды. Внешне это проявляется в том, что влажность выдыхаемого воздуха у пустынных животных регулируется в зависимости от температуры окружающей среды и доступности воды. На рис. 141 показаны суммарные кожно-легочные потери воды у большой песчанки и лабораторной крысы.

При повышении температуры воздуха кожно-легочные потери воды у лабораторной крысы резко возрастают. При температуре 30°С разница у этих двух животных в суммарной потере воды приближается к 100%. Песчанка расходует меньше воды на терморегуляцию. При повышении температуры с 10 до 30°С у жителя пустыни затраты воды увеличиваются не более, чем на 10%.

Кожно-легочная экономия воды имеет место и у других видов животных, приспособившихся к жизни в засушливых условиях. При ограничении водопоя овцы понижают потери воды через органы дыхания на 20–25%. У курдючных овец после 4-дневного водного голодания

при температуре воздуха 31–33°С относительная влажность выдыхаемого воздуха понизилась с 78% до 62%. У каракульских овец в похожих условиях наблюдений отмечали понижение влажности выдыхаемого воздуха на четверть.

Такой же, но еще более эффективный механизм водной экономии демонстрирует и верблюд. В условиях доступности питьевой воды относительная влажность выдыхаемого животным воздуха составляет 75% на фоне 90%-ной относительной влажности атмосферного воздуха. Но при водном голодании выделение воды из организма верблюда резко сокращается, о чем свидетельствует относительная влажность выдыхаемого воздуха (менее 30%).

Каковы же физиологические механизмы сокращения потерь воды через органы дыхания? Их может быть, по меньшей мере, два. Во-первых, экономию обеспечивает снижение легочной вентиляции в условиях дефицита воды. Выше уже отмечалось, что пустынные животные способны понижать основной обмен при экстремальном повышении температуры среды. Естественно, что следствием снижения основного метаболизма является снижение потребления клетками и тканями кислорода. Угнетение дыхания при повышении температуры воздуха приводит к сокращению объема выделяемых с выдыхаемым воздухом паров воды.

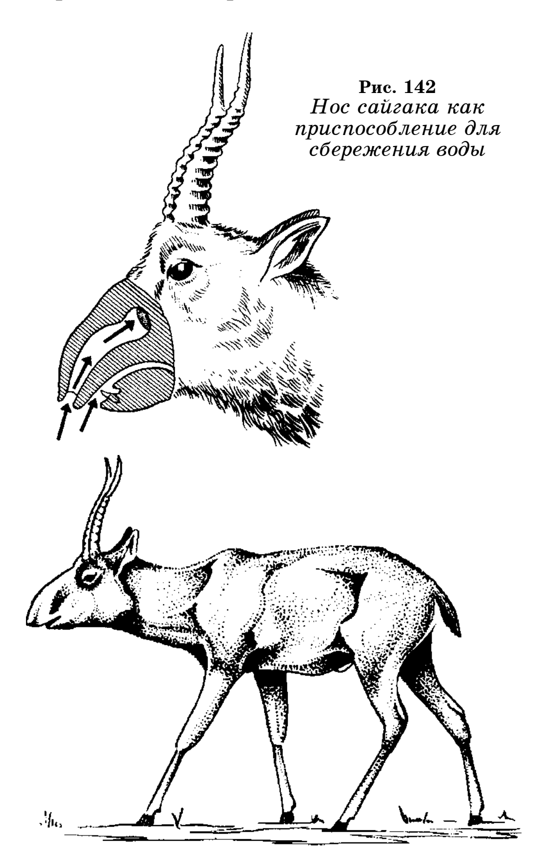


Рис. 142
Нос сайгака как приспособление для сбережения воды

Во-вторых, экономия воды достигается и за счет специфических изменений морфологии и функций органов дыхания. У животных аридной зоны верхние дыхательные пути имеют большую длину и площадь слизистой оболочки. Такие животные, как жираф, верблюд, джейран, сайгак, курдючная овца, аборигенные козы, имеют длинную шею (следовательно, и длинную трахею) и горбатый нос (рис. 142).

При вдохе по мере движения горячего воздуха по верхним дыхательным путям происходит его охлаждение за счет испарения воды со слизистых оболочек. Однако образующийся конденсат остается в пределах верхних дыхательных путей. Механизм удержания конденсата имеет биохимическую основу. Вода связывается слизью, которой всегда забиты носовые ходы пустынных животных. Мукополисахариды — структурные элементы слизистых образований — в силу своих особых физико-химических свойств служат как акцепторами, так и донорами молекул воды.

К регуляции этих процессов имеют отношение ферменты паракринной секреции. Так, известна причастность фермента гиалуронидазы к абсорбции слизью водяных паров. Экспериментально доказано, что активность фермента возрастает у пустынных животных в условиях водного голодания и высоких температур среды.

У животных аридной зоны в носовых полостях могут быть специфические органы, которые способствуют удержанию воды и насыщению водой вдыхаемого воз-

духа. Так, в носовой полости пустынной игуаны имеется впадина за наружными ноздрями. Влага из носовых солевых желез поступает во впадину, где и происходит увлажнение вдыхаемого воздуха.

Помимо верхних дыхательных путей в процессе удержания воды участвуют и легкие. В условиях водного ограничения животных в легочном эпителии увеличивается число макрофагов, которые к тому же изменяются функционально. У верблюда после 2–3-недельной водной депривации в легких обнаруживаются скопления макрофагов, часть которых из фагоцитов превращаются в пиноциты. Гистохимические исследования свидетельствуют о том, что этот процесс трансформации макрофагов сопровождается потерей большей части липидов. Взамен жировых капель клетки приобретают специфические вакуоли, которые позволяют им пиноцитировать воду. Клетки с такими свойствами появляются не только в составе стенки, но и в просвете легочных альвеол верблюда и песчанки. Интересно и то, что эпителий, который выстилает бронхиолы легких пустынных животных, — цилиндрический. Плоский эпителий появляется лишь в самих альвеолах (А. Д. Соболева, 1968).

Венозная кровь, охлажденная в результате испарения воды в новых полостях, принимает участие в терморегуляции головного мозга. Этот процесс хорошо изучен у африканских газелей (рис. 143). Мозг получает кровь по сонным артериям. Но у газелей и, вероятно, других видов животных аридной зоны внутренние сонные артерии у основания черепа разделяются на сотни мелких артерий и проходят через венозный синус, по которому протекает охлажденная венозная кровь от верхних дыхательных путей. Данная магистраль охлаждает артериальную кровь на 2–3°С. Из синуса мелкие артерии уходят в сторону мозга. К. Шмидт-Ниельсен (1982) сообщает о том, что у газели Томпсона во время бега со скоростью 40 км/ч обмен веществ возрастает в 40 раз. Температура тела у животного при этом повышается с 39°С до 44°С. Однако к головному мозгу артериальная кровь поступает с температурой менее 41°С.

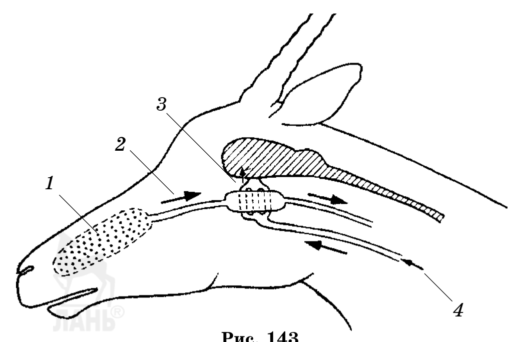


Рис. 143
Схема охлаждения головного мозга (по C. R. Taylor, 1972):

1 — испарение; *2* — холодная венозная кровь; *3* — охлажденная артериальная кровь; *4* — теплая артериальная кровь.

Таким образом, морфофункциональные особенности органов дыхания позволяют пустынным животным экономить воду и одновременно сохранять высокую жизнеспособность организма даже в условиях экстремально высоких температур среды обитания.



ГЛАВА 19

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ К НЕДОСТАТКУ КИСЛОРОДА

Большинство населяющих Землю животных организмов относятся к группе аэробов. Подавляющее большинство животных не обладают способностью запасать кислород впрок и нуждаются в постоянном притоке кислорода из внешней среды. Там, где имеется постоянный недостаток кислорода, жизнь ограничена или вовсе отсутствует.

Дефицит кислорода переносится животными и человеком крайне тяжело. Эмоция, развивающаяся на основе неудовлетворенности организма в кислороде, является самой плохо переносимой эмоцией из всех известных человеку. Недостаток кислорода затрагивает нормальное функционирование всех физиологических систем, но в первую очередь функции головного мозга. Однако в животном мире есть примеры адаптации и к постоянному дефициту кислорода. В этом случае имеет место биохимическая, физиологическая и поведенческая адаптация животных. Крайние проявления адаптации к жизни в экстремальных условиях недостатка кислорода являются животные высокогорий и ныряющие животные.

19.1. ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОГОРЬЯ

Появление животных на той или иной высоте обусловливается их адаптивными способностями к гипоксии. По мере роста высоты над уровнем моря в атмосферном воздухе понижается парциальное давление кислорода. Так, на уровне моря при атмосферном давлении 760 мм рт. ст. и содержании кислорода в воздухе в 20,9% парциальное давление кислорода составляет 159 мм рт. ст. На высоте 6000 м содержание кислорода в воздухе то же — 20,9%, но атмосферное давление вдвое ниже, чем на уровне моря, — 380 мм рт. ст. При этом парциальное давление кислорода во вдыхаемом воздухе составляет всего 80 мм рт. ст. Это означает, что в единице объема атмосферного воздуха в горах содержится меньше кислорода в весовых единицах, т. е. при одинаковом объеме вдоха у животного на равнине и в условиях гор в легкие поступает разное количество кислорода. На высоте создаются объективные предпосылки для развития у животных и человека гипоксического состояния.

Поведение животных в горах прежде всего определяется устойчивостью к гипоксии. Фауна высокогорий довольно бедна. Так, на высоте 5500 м над уровнем моря встречается всего лишь один вид ящериц. В этой зоне не живут ночные виды. Дневные теплокровные представлены несколькими видами грызунов и растительноядных птиц. На высоте 3600 м известны 5 видов ящериц, 4 вида моллюсков. Сюда забредают 1–2 вида жвачных и хищных животных. Однако аборигены весьма хорошо адаптированы к недостатку кислорода. Так, викунья (Vicugna lesson) —

Таблица 27

Физиологические изменения в организме равнинных животных под влиянием подъема в барокамере на высоту 6000 м (по Л. Г. Филатовой, 1961)

Животное	Частота дыхания в минуту			Частота пульса в минуту			Гемоглобин, %		Эритроциты, млн в 1 мм³		
	до	после	%	до	после	%	до	после	до	после	%
Морская свинка	106	139	107	289	292	101	13,5	13,6	5,66	6,08	107
Белая крыса	88	127	144	460	466	100	13,4	14,2	7,68	7,75	101
Кролик	162	133	82	240	243	101	10,2	11,8	4,40	5,39	105
Суслик желтый	47	93	198	274	321	117	12,2	12,3	5,21	5,59	107
Ондатра	77	98	121	303	319	105	15,0	15,3	5,97	6,28	105

вероятный предок современных лам — обитает в полузасушливых степях горной системы Анд на высоте 3,5–5,7 тыс. м над уровнем моря. При недостатке воды и низком парциальном давлении кислорода викунья демонстрирует удивительную приспособленность к большим физическим нагрузкам. В столь экстремальных для других животных условиях викунья может бежать со скоростью до 47 км/час[98].

Изменения в поведении человека и животных, адаптированных к жизни на равнине, становятся заметными уже на высоте 3000 м. Изменения касаются прежде всего снижения работоспособности, подвижности и дыхания. При физической нагрузке возникает одышка, т. е. многократное увеличение частоты дыхательных движений грудной клетки и живота. На высоте 6000 м человек и животные утрачивают работоспособность и погибают.

Критерием толерантности организма к недостатку кислорода может служить высотный потолок, который определяется в лабораторных условиях при помощи барометрической камеры. Такая установка позволяет моделировать условия высокогорья за счет изменения давления воздуха. В 1950-е гг. исследователи подвергли испытанию в барокамере многие виды животных (А. Д. Слоним, 1971). Оказалось, что разные виды животных неодинаково чувствительны к условиям низкого парциального давления кислорода.

Среди домашних животных наибольший высотный потолок обнаружен у коз, что указывает на горное происхождение домашней козы. Наименьшую толерантность (низкий высотный потолок) продемонстрировали жители равнин — свиньи. Плохо переносят условия высокогорья домашние кошки и медведи.

Интересно, что максимальный высотный потолок обнаружен у ныряющих животных (ондатра, нутрия, бобр). Это еще раз подчеркивает, что в основе адаптации к условиям высокогорья и погружения теплокровных под воду лежит одно и то же явление — толерантность к недостатку кислорода.

Подъем в барометрической камере и реальный подъем на высоту в горах вызывает у равнинных животных одинаковые реакции. В барокамере при моделировании высоты порядка 6000 м над уровнем моря у животных фиксировали повышение частоты дыхания, повышение частоты сердечных сокращений, а также определенные изменения в составе крови (табл. 27).

У равнинных животных гипоксия вызывает увеличение количества эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови. На фоне возросшей частоты дыхания эти изменения повышают уровень насыщенности крови кислородом.

Исследования других авторов показали, что гипоксия помимо состава крови

[98] *Соколов В. Е.* Фауна мира. Млекопитающие: Справочник. М., 1990.

и объема легочной вентиляции приводит и к изменениям в содержании миоглобина. Так, исследования на равнинных собаках и собаках, выросших на высоте 4500 м над уровнем моря, показали, что в горах адаптации к гипоксии подвергается и тканевый газообмен.

У собак, выросших в горах, в мышцах содержится существенно больше миоглобина — на 60–72% против собак с равнинной местности. По гемоглобину, количеству эритроцитов в периферической крови они также превосходят своих равнинных сородичей на 70–75%.

Анализ причин повышения кровяного и мышечного гемоглобина показал, что прямые причины изменения этих двух показателей не одни и те же. Гемоглобин крови повышается вследствие выброса эритроцитов из депо в кровяное русло при снижении парциального давления кислорода в дыхательном воздухе. Данная адаптация имеет срочный характер и проявляется у равнинных животных в условиях высокогорья.

Для того чтобы произошло повышение концентрации миоглобина в мышцах, необходимо, чтобы животное находилось в условиях гипоксии длительное время и при этом постоянно подвергалось физическим нагрузкам. Например, в условиях гипоксии у лабораторных крыс исследователям удавалось на 50–70% повысить уровень миоглобина только после того, как несколько поколений животных были нагружены большой физической работой. У собаки высокий уровень миоглобина свидетельствует о том, что не только данная особь, но ее предки родились и жили в условиях низкого парциального давления кислорода. Высокий уровень миоглобина ассоциируется в первую очередь с постоянной высокой мышечной активностью. Так, у зайца миоглобина на 20% больше, чем у кролика. У дикой степной кошки его на 10–30% больше по сравнению с домашней кошкой. У дикого кабана концентрация миоглобина может превышать таковую домашней свиньи на треть.

При рассмотрении срочной адаптации к низкому парциальному давлению кислорода у животных высокогорий и равнин обнаруживаются неожиданные различия. При перемещении в горы овец каракульской породы (равнинные животные) у них отмечали усиление основного обмена до 100%, повышение частоты дыхания и пульса. Таким же образом отвечают на горные условия и равнинные коровы. При подъеме с равнины в горы лошадей реакция животных была неодинаковой. Тяжеловозы отвечали на гипоксию подобно равнинным овцам и коровам.

Однако у постоянных обитателей высокогорий в условиях гипоксии наблюдаются следующие особенности адаптивного предназначения:

- снижение основного обмена;
- более низкая частота дыхания и сердцебиения;
- высокий уровень миоглобина;
- мелкие эритроциты с коротким сроком жизни.

Процесс адаптации равнинных животных к недостатку кислорода проходит три этапа. На первом этапе имеет место функциональная реактивность дыхательной и кровеносной систем. Животные, поднятые в горы, имеют повышенную частоту дыхания и пульса. В периферической крови отмечается повышение количества эритроцитов и концентрации гемоглобина. Таким образом, на этом начальном этапе адаптации усиливается активность транспортных систем, обеспечивающих поставку тканям кислорода.

На втором этапе адаптации отмечается увеличение кислородной емкости крови на фоне нормализации частоты дыхания и пульса.

На третьем этапе адаптации к гипоксии происходит снижение кислородного запроса тканей, повышение концентрации миоглобина и увеличение кислородной емкости крови за счет повышения срод-

ства гемоглобина крови к кислороду и увеличения реакционной поверхности эритроцитов.

Поведенческие адаптации к гипоксическим условиям высокогорья сводятся к тому, что животные становятся более медлительными. У них снижается работоспособность и выносливость. Среди высокогорных обитателей нет животных, которые демонстрировали бы высокие скорости бега или действия, требующие предельного напряжения мышц. Здесь обитают растительноядные животные и несколько видов хищников. Гипоксия представляется фактором внешней среды, который лимитирует активные действия животных.

19.2. АДАПТАЦИИ НЫРЯЮЩИХ ЖИВОТНЫХ

Сам факт пребывания животных с легочным типом газообмена под водой указывает на их высокую толерантность к недостатку кислорода. Ныряние становится возможным на фоне адаптации к дефициту кислорода. Млекопитающие способны находиться под водой от нескольких секунд до двух часов (табл. 28).

Китообразные при нырянии погружаются на большую глубину. Кашалотов обнаруживали на глубине до 1,5 км. Подсчеты показывают, что большую часть жизни киты проводят под водой, т. е. в классическом смысле не дышат. Зубатые киты дольше находятся под водой по сравнению с усатыми китами. После часового погружения у кашалота наблюдают 30–40 фонтанов (выдохов) с интервалом в 25–30 с.

У дельфинов дыхательный акт является безусловно-рефлекторным, действующим при смене среды вода–воздух. Благодаря такой регуляции дыхания дельфин продолжает дышать на поверхности воды даже тогда, когда находится в бессознательном состоянии. В целом надо отметить, что ритм дыхания ныряющих животных отличается нерегулярностью, т. е. имеет прерывистый характер. А погружение под воду у большинства животных, включая сухопутных (кошки, собаки, куры) рефлекторно вызывает апноэ — задержку дыхания.

У кашалота вдох и выдох — процессы произвольные. Кит начинает выдох еще находясь под водой.

Длительное пребывание под водой на большой глубине в условиях отсутствия атмосферного воздуха предполагает наличие у животных ряда морфофункциональных адаптаций. Так, относительный объем легких у хороших ныряльщиков значительно больше по сравнению с сухопутными животными. Например, у дельфинов масса легких достигает 4% от массы тела. Это в два с лишним раза больше по сравнению с наземными животными. К примеру, масса легких у крупного рогатого

Таблица 28

Продолжительность ныряния различных млекопитающих

Вид	Отряд	Предельная продолжительность ныряния	Вид	Отряд	Предельная продолжительность ныряния
Водяная крыса	Грызуны	2 минуты	Ламантин	Сиреновые	16 минут
Собака домашняя	Хищные	4 минуты	Финвал	Китообразные (усатые киты)	20 минут
Утконос	Клоачные	10 минут	Голубой кит	Усатые киты	50 минут
Ондатра	Грызуны	12 минут	Гренландский кит	Усатые киты	1 час
Бобр речной	Грызуны	15 минут	Кашалот	Зубатые киты	1,5 часа
Тюлень	Ластоногие	15 минут	Бутылконос	Зубатые киты	2,0 часа

скота равна 0,7%, у свиньи — 0,9%, у лошади — 1,0%, у собаки — 1,4%, у домашней кошки — 1,9%.

Количество легочных альвеол у дельфинов в три раза больше, чем у наземных животных. Как верхние дыхательные пути, так и нижние у китообразных имеют прочные стенки благодаря включению жестких хрящевых колец. Кроме того, у ныряющих животных толстая плевра. В легких, включая альвеолы, обнаруживаются мышечные элементы. Эта важная структурная особенность дыхательных путей, легких и плевральной полости предохраняет воздух от сжатия при нырянии на большую глубину. В противном случае у ныряющих животных после погружения развивалась бы кессонная болезнь.

Еще одна интересная особенность заключается в том, что *у вторично водных животных трахея и пищевод разделены физически на всем протяжении*. Поэтому при нырянии животные могут питаться без угрозы захлебнуться.

Легкие у вторично водных животных отличаются не только повышенной емкостью, но и высокой эластичностью. Благодаря этим особенностям ныряльщики имеют увеличенную фракцию дыхательного воздуха в составе жизненной емкости легких. Например, если у наземных млекопитающих дыхательный воздух занимает около 10% от жизненной емкости легких, то у водных 80–90%.

Большой объем легких и их противостояние сдавливанию обеспечивает не только полную разовую вентиляцию легких, но и положительную плавучесть телу вторично водных животных. Это для них важно, поскольку у китов, тюленей и других ныряющих животных относительно тяжелый костяк. В костях превалирует компактное вещество при малой доле более легкого губчатого вещества. Масса костей составляет 25–30% от живой массы водных животных.

Усатые киты имеют дополнительное приспособление для запасания воздуха — воздушный мешок. Эти звери имеют одну (левую) ноздрю, через которую происходит заполнение легких воздухом. Правая ноздря сильно расширена и превращена в воздушный мешок, емкость которой равна емкости легких, т. е. 7–8 тыс. л у бутылконоса и 12–15 тыс. л у кашалота.

Заполнение воздушного мешка воздухом происходит следующим образом. У поверхности воды кит производит выдох. После этого следует вдох через левую ноздрю с заполнением легких свежим воздухом. Затем левая ноздря закрывается, а воздух из легких перекачивается в воздушный мешок. Далее вдох повторяется и происходит окончательное заполнение легких атмосферным воздухом.

У ныряющих животных имеются и другие морфологические и физиологические адаптации к нырянию. Так, у многих видов китообразных, ластоногих, грызунов исследователи отмечают более высокую кислородную емкость крови (табл. 29).

Таблица 29

Кислородная емкость крови, мл O_2/100 мл

Вид	Кровь цельная	Эритроциты
Человек	21	45
Собака	22	—
Тюлень	29	61
Морской лев	20	68
Бобр	18	40
Ондатра	25	50
Дельфин	21	58
Кит	14	—

Но это справедливо не для всех ныряющих животных. Так, кислородная емкость крови китов даже ниже, чем у наземных животных. Большая кислородная емкость крови ныряльщиков создается за счет повышенного содержания кислорода в одном эритроците, а не за счет повышения общего количества красных клеток, как в высокогорных условиях. Средние показатели гемоглобина ныряльщиков не намного выше показателей наземных животных:

- кашалот — 15–17%;
- сейвал — 14–16%;
- ламантин — 12–13%.

Тем не менее общие запасы кислорода в крови у ныряющих животных выше, чем у наземных. Этому способствует особое строение артериальной системы. У вторично водных животных имеются специфические образования — артериальные сплетения, в которых депонируется насыщенная оксигемоглобином кровь. Поэтому общая кислородная емкость крови, например, у тюленя в 2 раза выше, чем у человека.

У ныряльщиков имеется и более надежный способ создания запаса кислорода. Исследования показали, что у китов и ластоногих содержание миоглобина в несколько раз выше, чем у наземных млекопитающих. Так, у тюленя и быка различия по этому показателю достигают 7-кратной величины. В отдельных мышцах концентрация миоглобина у вторично водных животных в 10 раз превышает таковую у домашней собаки.

Сердце у водных животных находится в условиях, которые предполагают выполнение меньшего объема работы (низкая гравитация, преобладание горизонтальных прямолинейных магистральных сосудов). Поэтому сердечный индекс у водных животных меньше, чем у сухопутных.

Крупные киты в хороших условиях питания накапливают большую массу жировой ткани. Поэтому за счет жировых накоплений в теле у них сердечный индекс понижается до 0,2–0,3%.

Несмотря на относительно малые размеры сердца вторично водных животных, функционально их сердце выигрывает у сердца сухопутных животных. Проявляется это в увеличенном систолическом выбросе и минутном объеме крови. Например, у тюленя после 10 погружений под воду систолический объем возрастает с 38 мл до 100 мл, а минутный — с 5,5 л до 14,7 л (А. Д. Слоним, 1971). У наземных животных эти характеристики сердца могут увеличиваться при функциональных нагрузках менее, чем в два раза.

Строение сердца ныряющих животных имеет особенности. Прежде всего бросается в глаза симметрия в развитии левой и правой половин. Если у собаки толщина стенки правого желудочка составляет всего 33% от средней толщины стенки левого желудочка, то у ладожского тюленя эта разница более выражена и равняется 64%. У гренландского тюленя левый и правый желудочки равны по объему и по массе. А у китов-гигантов правый желудочек больше левого. Объясняется это тем, что разветвленная капиллярная сеть огромных легких создает большое сопротивление току крови. Преодолеть это сопротивление позволяет мощная систола правого желудочка, который выглядит гипертрофированным на фоне левой половины сердца.

Ныряющие животные при нырянии проявляют *функциональную брадикардию*. При погружении под воду у крупных китов частота сердечных сокращений снижается с 30 до 15 ударов в минуту. У касаток при нырянии работа сердца замедляется с 60 до 30 ударов.

У тюленей брадикардия еще более выражена. У них частота сокращений сердца после погружения под воду рефлекторно понижается в 10 раз — с 60 до 6 ударов в минуту.

При нырянии вследствие апноэ у китов и тюленей диафрагма передавливает заднюю полую вену. В результате кровь скапливается в венозных сосудах, сплетениях и пазухах, разгружая таким образом сердечную мышцу. При этом ограничивается кровоснабжение и мышц тела. Скелетные мышцы переходят на потребление тканевого кислорода, который запасается при помощи миоглобина. К тому же под водой у ныряющих животных резко снижается мышечный тонус, что предполагает снижение потребления кислорода и выделения углекислого газа.

Экспериментальные исследования, проведенные на тюленях, показали, что при

насильственном погружении животных под воду в первую минуту отмечается повышение газообмена. Однако далее наступает длительное снижение потребления кислорода тюленем. В итоге за время пребывания под водой животные расходуют значительно меньше кислорода, чем на поверхности воды, т. е. одной из важнейших особенностей ныряющих животных является *снижение кислородного запроса организма*.

Интересно, что *при погружении под воду у китов не изменяется снабжение артериальной кровью головного мозга и сердечной мышцы*. Анастомозы кровеносных сосудов, образующие «чудесную сеть», обеспечивают быстрый возврат крови к сердцу без потерь кислорода в таких мощных его потребителях, как скелетные мышцы. Таким образом, при нырянии кислород крови идет на обеспечение головного мозга и сердечной мышцы.

У ныряющих животных отмечена *низкая чувствительность мозга к углекислому газу и снижению pH крови*. Ныряющие животные остаются под водой до тех пор, пока не иссякнут запасы кислорода, не реагируя при этом на накопление в крови CO_2.

Наконец, необходимо обратить внимание читателя и на то, что у вторично водных животных не развивается *кессонная болезнь* — профессиональное заболевание водолазов, ловцов жемчуга и аквалангистов. Причина заключается в том, что до определенных глубин воздух, заполняющий воздухоносные пути и легкие, в силу высокой прочности стенок дыхательных путей и тела животных в целом не подвергается сжатию. Поэтому растворимость азота в крови не увеличивается. Однако на больших глубинах (1000 м и более) давление воды на тело ныряльщика составляет большую величину — 100–150 атм. Тем не менее, это не вызывает насыщения крови азотом, поскольку при нырянии у животных прекращается дыхание. Болезнь развивается только при активной вентиляции легких.





ГЛАВА 20

НЕВОЛЯ И ПРИРУЧЕНИЕ КАК ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ, ИЗМЕНЯЮЩИЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Процесс приручения и одомашнивания животных фактически представляет собой процесс адаптации животных к экстремальным условиям. И в первом, и во втором случае животные лишаются возможности удовлетворять свои потребности в пространстве, разнообразии окружающей среды, лишаются свободы выбора. Кроме того, постоянное присутствие человека выступает как дополнительный экстремальный фактор, поскольку у всех диких животных, за редким исключением (пингвины, полярные медведи), человек вызывает врожденный страх и ужас.

В неволе животные лишены условий для реализации своих индивидуальных видотипичных и коллективных поведенческих инициатив. По существу, в неволе животные переживают тяжелейший стресс и не выходят из застойных эмоциональных состояний. Выживают те особи, которые приспосабливаются, т. е. приручаются.

Любителям птиц хорошо известно, что после длительного содержания пернатых в клетке или вольере их нельзя выпускать на волю. В дикой природе после неволи они обречены на гибель. В неволе человек обеспечивал птиц кормом, защищал от опасностей разного рода, лечил, создавал идеальные температурные условия. Поэтому продолжительная жизнь под опекой человека приводит к утрате пищедобывающих навыков и притуплению защитных инстинктов.

С подобной проблемой сталкиваются и млекопитающие после приручения человеком. Бельчата, зайчата, лисята, волчата, выращенные человеком в искусственных условиях, этологически неполноценны и не приспособлены к самостоятельной жизни на воле. Перед интродукцией в естественные биотопы такие животные нуждаются в продолжительной подготовке, которая предполагает прежде всего коррекцию поведения. Подготовка к жизни на воле включает выработку навыков самостоятельного поиска корма, способности к самообороне, приобретение социальных навыков внутривидового и межвидового общения.

Животные, остающиеся с человеком (одомашненные), в этологическом плане сильно отличаются от своих диких предков и соплеменников. Трудно давать обобщенные характеристики их поведения. До сих пор неясно, обедняется поведение животных в результате одомашнивания или нет. При полувольном содержании (например, при табунном содержании лошадей, пастбищном круглогодичном содержании крупного рогатого скота, коз или овец) животные демонстрируют сложное поведение.

Жвачные животные активизируются на пастбище 4–6 раз за сутки. Наиболее

продолжительный период потребления пищи как крупным рогатым скотом, так и мелкими жвачными, наблюдатели отмечают в утреннее прохладное время. После полуденного отдыха пищедобывающая активность жвачных вновь возрастает. Следующий активный период пастьбы отмечают в конце светового дня вплоть до наступления темноты.

Ночная пищевая активность коров не столь выражена. Однако если днем стоит сильная жара и животные изнемогают от укусов кровососущих насекомых, то коровы основную часть корма поедают именно ночью.

На пищевое поведение крупного рогатого скота на пастбище влияет породный фактор. Аборигенный якутский скот большее время активен на пастбище по сравнению с культурными европейскими породами. Более того, аборигены способны круглогодично пастись даже в суровых условиях Якутии. Эти животные сохранили способность своих диких предков к тебеневке, т. е. они самостоятельно добывают необходимое количество корма из-под снега.

Для многих видов животных жизнь в неволе является непреодолимым препятствием. У них нет эффективных механизмов адаптации к искусственным условиям. Наглядным примером отсутствия всякой предрасположенности к приручению служат дикие кошки. Львы, тигры, леопарды, выросшие на воле, но помещенные в искусственные условия, как правило, долго не живут. Они погибают в неволе в результате развития целого букета заболеваний. Радикально изменяется и поведение таких животных. Специфическим проявлением неблагополучия диких кошек в неволе служат стереотипичные движения (spacing activity) по кругу, которые животные слепо выполняют в течение многих часов без перерыва. Похожее поведение в неволе демонстрируют и лисы: они мечутся по вольере длительное время. Аналогично ведут себя в вольере и отловленные в лесу взрослые свиньи. Если пройти по зоопарку, то можно обнаружить, что многие виды животных совершают стереотипичные многократно повторяемые локомоции, напоминающие движения белки в колесе.

Биологическое значение таких движений не совсем понятно. Очевидно одно: эти действия диких животных в условиях изоляции являются свидетельством их плохого состояния. Возможно, повторяющиеся внешне бессмысленные локомоции диких животных в клетке в какой-то степени удовлетворяют потребность животного в движении — потребность, удовлетворить которую в условиях ограничения свободы невозможно.

Негативное влияние изоляции на поведение и общее состояние диких животных удается в некоторой степени смягчить за счет искусственного разнообразия среды обитания. Размещение в вольере или клетке различных предметов на какое-то время нормализует поведение животных. Так, в случае с обезьянами эффективны вертикально ориентированные объекты — лестницы, столбы, канаты. Для кошачьих полезны укрытия, устроенные на определенной высоте.

На хищников благоприятное влияние оказывает и захоронение корма под грудами хвороста, бревен. Так, если кошки получают корм не из кормушки, а в виде захоронения под кучей мусора, то они больше времени затрачивают на поисковую активность в пределах вольера и меньше времени пребывают в депрессивном состоянии. Мелким животным помогают легче переносить неволю специальные устройства типа вращающегося колеса или беговой дорожки. Такими устройствами активно пользуются белки, крысы, хомяки. Такие животные демонстрируют высокий уровень адаптации к неволе, о чем говорит их способность к размножению в клетке.

Хороший биологический эффект дают такие элементы, разнообразящие среду

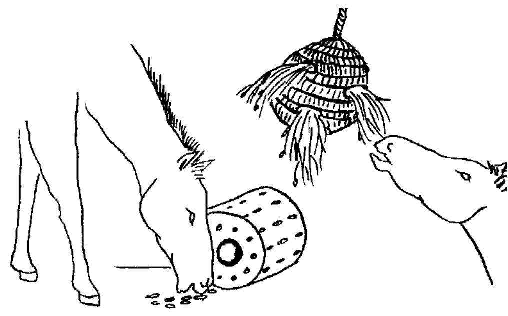


Рис. 144
Игрушки для лошадей в качестве средств обогащения среды обитания животных

обитания и снижающие негативные последствия изоляции, как игрушки. Наличие игрушек необходимо, в первую очередь, молодняку ювенильного периода. Однако и взрослые животные демонстрируют более высокий уровень благополучия, когда имеют возможность пользоваться предметами двойного назначения, т. е. выполняющими роль кормушки и игрушки одновременно (рис. 144).

Для лошадей придуман «эквибол», т. е. лошадиный мяч. Внимание взрослой лошади это устройство привлекает тем, что внутри заложен корм — овес или сено. Для того, чтобы извлечь корм из показанных на рисунке игрушек, животное вынуждено перекатывать эквибол с места на место или подталкивать устройство, подвешенное к потолку, чтобы извлечь из него немного сена. Таким образом, у лошади потребление корма превращается из пассивного процесса в активный, который предполагает активизацию исследовательского поведения, напряжение внимания и дополнительные движения животного с соответствующими затратами времени.

Похожие игрушки разработаны и для свиней.

Животные, которые в природе ведут групповой образ жизни, переносят изоляцию вдвойне тяжело. Они сталкиваются сразу с несколькими факторами — ограничением пространства (воли), невозможностью выполнять видотипичные стереотипы поведения и отсутствием условий для удовлетворения зоосоциальных потребностей. Однако адаптированность таких животных к неволе резко возрастает, когда животных в вольере или клетке содержат группой, а не по одиночке.

В последнее время для разнообразия среды обитания животных в зоопарках стали применять одоральные и акустические стимулы (игрушки). Например, при содержании в условиях зоопарка черноногого леопарда (мелкая кошка из лесов Южной Африки) удалось избавить животных от стереотипических локомоций за счет размещения в вольере на несколько дней тряпки площадью 1 м^2, пропитанной непривычным для кошек запахом (запах перепела, валерианы, ореха и др.). Такой запаховый раздражитель привлекает внимание кошек. Они долгое время обнюхивают тряпку. Контакт с непривычным запахом стимулирует у кошек исследовательское и маркировочное поведение. Однако спустя 3–5 дней у животных вырабатывается привыкание к постороннему запаху. Поэтому одоральный раздражитель убирают из вольеры, а после некоторого перерыва размещают другой источник запаха.

ГЛАВА 21

ХИЩНИКИ КАК ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

В дикой природе давление хищников на мирных животных может быть очень сильным, что неизбежно отражается на поведении последних. Такие животные попадают в условия, когда у них на основе страха и нарушения социальных отношений формируются застойные эмоции. Снижение численности стадных животных (северные олени, сайгаки, кабаны, моржи, котики) приводит к тому, что животные не могут в полной мере удовлетворить свои зоосоциальные потребности. Постоянный пресс хищников делает животных более возбудимыми. У них изменяется суточный баланс поведения. Животные меньше времени отдыхают, больше времени находятся настороже. В результате даже при наличии богатой кормовой базы мирные животные недопотребляют необходимое количество питательных веществ. В условиях застойных эмоций подавляется и половая функция самок.

Домашние животные, технология разведения которых предполагает наличие больших территорий (овцы, козы, птица на выпасе, голуби), выглядят привлекательной добычей для разного рода хищных животных (волки, лисы, хорь, куница, ястребы). В некоторых регионах (Северный Кавказ, Ставрополье, Калмыкия) хищники наносят ощутимый ущерб животноводству. Большинство домашних животных в буквальном смысле отгорожены от дикой природы и приближены к человеческому жилью, где угроза со стороны хищников сводится к минимуму. Разведение животных в искусственных условиях на протяжении многих поколений привело к частичной утрате поведенческих форм, направленных на защиту от хищников. Поэтому при встрече домашних животных с хищниками они ведут себя менее осторожно по сравнению со своими дикими предками.

Эта особенность одомашненных животных характерна для представителей всех классов. По данным J. I. Johnsson et al. (1996), кумжа (семейство лососевых) из культурных популяций проявляет большую беспомощность при встрече с хищником по сравнению с рыбой из диких популяций. R. Berejikian (1995) сообщает, что молодь стальноголового лосося в рыбопитомнике менее эффективно уклонялась от хищника бычка-подкаменщика по сравнению с молодью из дикой популяции. Другие исследователи установили, что дикие и культурные особи атлантического лосося (S. salar) проявляли одинаковые поведенческие реакции на предъявление модели хищника. Но особи, выращенные в рыбопитомнике, раньше покидали убежище. Точно так же раньше демаскировала себя в присутствии модели хищника и молодь гибрида стальноголового лосося и ручьевой форели в сравнении с молодью исходных форм.

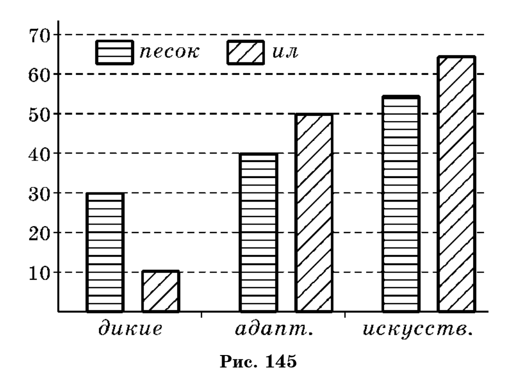


Рис. 145
Эффективность самозащиты (% съеденных хищником) у камбалы из дикой популяции и из популяций рыбопитомника (по A. S. Kellison et al., 2000)

A. S. Kellison et al. (2000) изучали элементы поведенческой самозащиты у молоди инкубаторской и дикой камбалы паралихта при встрече с хищником голубым крабом. Рыба из инкубатора реже зарывалась в грунт, а зарывшись, быстро себя демаскировала. Кроме того, рыба, выведенная в искусственных условиях, медленнее принимала покровительственную окраску как на песчаном, так и на илистом дне водоема. Предварительная адаптация камбалы ко встрече с хищником повышала степень ее защитных реакций. И все же наиболее эффективное поведение самозащиты демонстрировала рыба, выловленная в естественных водоемах (рис. 145).

Как следует из приведенной диаграммы, дикая камбала особенно результативно защищалась от нападения краба на илистом грунте, зарываясь в мягкий ил и принимая покровительственную окраску. У молоди из рыбопитомника отсутствовали навыки своевременного распознавания хищника и зарывания в грунт. Кроме того, из-за медленно развивающейся реакции пигментации на илистом дне молодь из рыбопитомника была более заметна для краба, что предопределяло ее гибель.

J. I. Johnson et al. (2001) сопоставляли защитные реакции и частоту сердечных сокращений у атлантического лосося разного происхождения на предъявление модели цапли. Годовики из дикой популяции более успешно уклонялись от импровизированных «атак» хищника. Однако в возрасте двух лет различия в защитном поведении рыб двух популяций стиралась.

К сожалению, защитное поведение у представителей других классов изучено недостаточно, что не позволяет делать обобщений.

Потери домашних животных от нападения хищников всегда выше, чем у представителей диких популяций. При интродукции выращенных в неволе животных в их естественную среду обитания отмечаются большие потери животных прежде всего из-за их неготовности ко встрече с хищниками. Выращенные в неволе фазаны (Phasinanus colchicus) в 3 раза чаще становятся жертвой хищников по сравнению с их дикими сверстниками. По данным других исследователей, крысы пасюки уже в первом поколении при выращивании в лабораторных условиях утрачивают ряд поведенческих адаптаций, выполняющих функцию самозащиты при встрече с хорем. Kardong (1993) отмечает бóльшую беззащитность рожденных в неволе мышей при встрече с гремучей змеей (Crotalus viridis oreganos).

Stunz et al. (2001) сравнивали способность искусственно выращенного красного горбыля (Scienops ocellatus) использовать укрытия и уклоняться от хищников. Лабораторная рыба (первое поколение) при встрече с хищником неизбежно становилась его жертвой, так как держалась у поверхности воды и не использовала укрытий. Молодь того же вида, выловленная в открытом море, демонстрировала достоверно более высокую выживаемость. При пересадке молоди дикого горбыля в искусственные бассейны рыба тут же устремлялась на дно, где пряталась в укрытиях и принимала при этом покровительственную окраску.

У многих животных, разводимых в искусственных условиях, уже в первом поколении утрачивается способность распознавать хищника. Ключевые сигналы

хищника становятся стимулами тревоги для мирных животных в процессе их раннего онтогенетического формирования. Это доказано на кижуче (O. kisutch). После предварительной тренировки, направленной на выработку навыков распознавания налима, реакции самосохранения у молоди кижуча обеспечили более высокую выживаемость.

С другой стороны, заслуживает внимания и такое явление, как охотничьи навыки одомашненных и прирученных хищных животных. B. Cohen (2000) изучал охотничье поведение большеглазых клопов (G. punctipes), которых на протяжении 60 поколений выращивали в лабораторных условиях и кормили искусственными кормами. Для сравнения использовали потомство клопов, отловленных в дикой природе и получавших в лабораторных условиях естественные для них корма (яйца и личинки насекомых, зеленые бобы). Оказалось, что одомашнивание не повлияло на охотничьи навыки клопов. Выращенные в лаборатории клопы не менее эффективно, чем их дикие соплеменники, уничтожали личинок совки и гороховой тли.

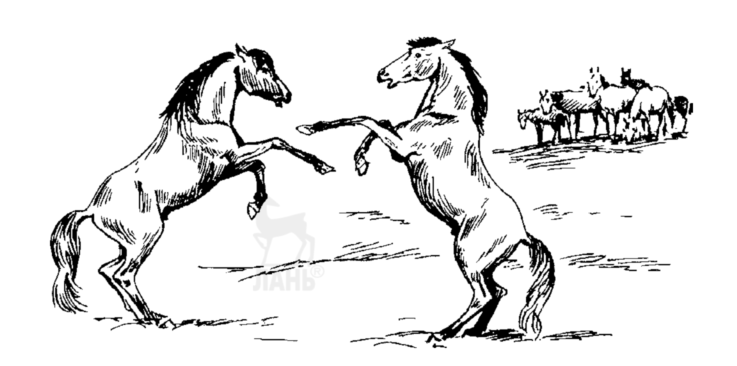
Однако имеются и примеры прямо противоположного толка. Так, процесс одомашнивания привел к потере охотничьих навыков у подавляющего большинства домашних собак. Лишь некоторые породы сохранили эти навыки (волкодавы, русская борзая, лайки). Малопонятным выглядит тот факт, что для диких предков домашней собаки — волков — собака превратилась из соплеменника в объект охоты. У других одомашненных видов животных такие изменения в отношении предков к одомашненным соплеменникам не просматриваются. Это относится и к домашней кошке, и к домашней свинье, и к северному оленю.

Таким образом, неволя представляет собой экстремальный фактор, адаптироваться к которому удается не всем видам животных. В искусственных условиях животные не способны удовлетворить потребность в пространстве, движении и восприятии разнообразия стимулов, которые присутствуют в их естественной среде обитания. Кроме того, они утрачивают ряд поведенческих адаптаций, которые помогают им выжить в условиях дикой природы. Постоянное присутствие человека следует рассматривать как дополнительный стресс-фактор, вызывающий у животных страх и панику. Это приводит к развитию «застойных» эмоций, которые служат основой для нервных срывов и расстройств в области психосоматических функций, а также развития патологических процессов в висцеральных органах. Некоторая коррекция состояния животного возможна за счет увеличения пространства и разнообразия среды обитания.



ЧАСТЬ ПЯТАЯ

ИЗМЕНЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРОЦЕССЕ ПРИРУЧЕНИЯ И ОДОМАШНИВАНИЯ ЧЕЛОВЕКОМ



Одомашнивание животных, или доместификация, рассматривается как процесс, в котором животные, взятые из дикой природы, адаптируются к жизни в искусственных условиях и к постоянному присутствию человека. Д. А. Кисловский выделил четыре стадии покорения животных человеком: содержание в неволе, приручение, размножение в неволе и собственно одомашнивание. В процессе доместификации происходит поведенческая, физиологическая, биохимическая и морфологическая адаптации, которые со временем закрепляются генетически.

Наиболее существенные изменения в поведении животных возникают в процессе одомашнивания и приручения животных. Еще Ч. Дарвин отмечал, что одомашнивание не идентично приручению животных. *Приручение* затрагивает одну или несколько особей из популяции диких животных и предполагает лишь подавление у животных чувства страха перед человеком. Признаком прирученности служит сокращение дистанции безопасности. Другими словами, прирученное животное без страха подходит к человеку на близкое расстояние.

Одомашнивание предполагает целенаправленное разведение животных в условиях неволи. В результате одомашнивания человек создает популяции животных, которые адаптированы к жизни в искусственных условиях, контролируемых человеком. Человеком поощряется высокая плодовитость и утрата животными тех качеств, которые бесполезны или даже, с точки зрения человека, вредны в новых условиях жизни. Одним из важных атрибутов доместификации является то, что разведение животных, их кормление и защиту от разного рода неблагоприятных факторов берет на себя человек. Доместификация сопровождается рядом глубоких морфологических, физиологических и поведенческих изменений у животных. Приручение не приводит к заметным физиологическим и морфологическим изменениям.

Процесс одомашнивания начинается с приручения. На стадии приручения человек пытается изменить поведение животных. На этой стадии элиминируются животные с избыточно диким нравом, поскольку они представляют опасность для самого человека и поскольку с такими животными сложнее работать. Отбор животных на основе желательных этологических признаков начинается в самом начале процесса доместификации, в период отлова диких особей и их содержания в неволе в первые дни.

Доместификация как процесс адаптации использует две стратегии — эволюционную и онтогенетическую. Другими словами, одомашнивание сопровождается как индивидуальными адаптациями, так и изменениями генотипа. Поэтому процесс доместификации приводит к изменениям как врожденных форм поведения, так и к формированию новых индивидуальных поведенческих адаптаций.

ГЛАВА 22

ОДОМАШНИВАНИЕ ЖИВОТНЫХ

На протяжении последних двух веков ученые-эволюционисты ведут спор о том, что подтолкнуло человека позднего палеолита к одомашниванию диких животных для использования их в утилитарных целях — в качестве пищи, источников сырья для производства одежды, в качестве рабочей силы и пр. Надо признать, что эта дискуссия не доведена до логического конца и по сей день. Остаются неясными причины содержания человеком животных без утилитарного предназначения (англоязычный термин — pets) — волнистых попугайчиков, канареек, морских свинок, мышей, хомячков, земноводных и пресмыкающихся, тараканов, кошек и др. Дискутируется и вопрос о том, что возникло раньше в культуре человека — утилитарное животноводство или содержание домашних любимцев без утилитарного предназначения (pets).

Анализ численности домашних любимцев в разных странах показывает, что на современном этапе развития человеческой цивилизации количество домашних любимцев на душу населения прямо коррелирует с уровнем материального благосостояния рядовых членов общества. В США количество домашних любимцев — кошек, собак, лошадей, волнистых попугайчиков, канареек, хомячков и др. — по численности превышает население страны. Не меньшая плотность животных, не имеющих утилитарного предназначения, на душу населения отмечается в Великобритании, Франции, Германии, Японии и других экономически развитых странах. Возникает впечатление, что домашние любимцы появляются в обществах с высоким уровнем развития экономики и, следовательно, с высокими доходами населения. Высокий достаток и наличие свободных средств в семьях создают условия для «непродуктивных» расходов. По этой логике в обществе с низкими доходами населения домашних любимцев быть не должно. Однако это ложное впечатление.

Еще в середине XIX в. проблема первичности утилитарного и неутилитарного животноводства была предметом жарких научных споров. Этот спор представляется нам интересным сегодня для понимания психологии людей, которые содержат животных, и поведения и психологии самих животных.

Двоюродный брат Ч. Дарвина Френсис Гэлтон (F. Galton, 1883)[99] собрал богатый фактический материал о том, насколько распространено содержание неутилитарных животных в семьях, как в то время выражались, «примитивных народов». Результаты анализа собранного материала оказались неожиданными. Было установлено,

[99] *Galton F.* Inquiry into human faculty and it's development. London, 1883.

что у «примитивных народов» содержание в доме животных, не представляющих экономического интереса, распространено не менее (а может быть, и более) широко, чем в экономически процветающих странах. Так, аборигены Австралии в семьях обыкновенно имели прирученных собак динго, казуаров, крыс, валлаби (кустарниковый кенгуру), опоссумов, сумчатых барсуков, птиц и даже жаб и лягушек. Племена джунглей юго-восточной Азии при очень низком уровне экономического развития в домах содержали прирученных собак, кошек, свиней, обезьян и птиц. Племена Полинезии и Микронезии, остановившиеся в своем развитии на уровне каменного века, в семьях имели собак, попугаев, голубей, летучих мышей, ящериц, угрей. Индейцы Северной Америки, отличавшиеся жестокостью и крутым нравом в отношениях со своими соседями, приручали оленей, лосей, бизонов, енотов, волков, медведей, индеек, ястребов, ворон и большое количество мелких позвоночных. В племенах, населявших бассейн реки Амазонки в Южной Америке, натуралисты насчитали более 20 видов животных, которых аборигены содержали в качестве семейных любимцев, утилитарные свойства которых не могло представить даже самое воспаленное воображение. Среди домашних любимцев южноамериканских племен были обнаружены ягуары, ленивцы, коати, тапиры, обезьяны, лисы, бакланы, пекари, крысы, змеи и масса мелких птиц. По заключению W. E. Roth (1934), индейцы Южной Америки приручали едва ли не всех представителей фауны, которая их окружала.

Причем во всех описанных случаях ассоциирования человека с животными поедание животных или какая-то иная форма эксплуатации со стороны человека отсутствовала полностью. К животным относились так же, как ко всем членам семьи. В случае смерти семейного любимца его хоронили по тем же правилам, что и людей. У многих народов погребение любимого животного сопровождалось траурной панихидой.

По информации Ф. Гэлтона, во многих примитивных культурах животных раннего постнатального периода выкармливали грудью женщины. Такая традиция была обнаружена у ряда племен североамериканских индейцев, лактирующие женщины которых выкармливали телят бизона, волчат, оленят, лосят. На Гавайских островах женщины-роженицы принимали для кормления щенков и относились к ним так же, как и к своему ребенку.

Позже I. H. N. Evans (1937) сообщил о том, что у негроидных малазийских племен женщины также выкармливали грудью животных (поросят, обезьян). Автор наблюдал, как в деревнях каждая лактирующая женщина на руках носила ребенка и обезьяну. Одной грудью она кормила своего ребенка, а на другой груди у нее висела обезьянка.

У австралийских аборигенов отношение к щенкам динго такое же, как к собственным детям. Они вместе спят, едят, играют. У динго периодически выбирают блох и вшей. Взрослые балуют щенков лакомством — фруктами, мясом, целуют в нос и никогда не обижают.

Не исключено, что именно женщины ранних цивилизаций выступали инициаторами приручения диких животных. Женщины относились к животным как к своим собственным детям, и это их материнское отношение передавалось остальным членам семьи и закреплялось в традициях. Данная концепция подкрепляется исследованиями палеонтологов и антропологов. Доказано, что эффективность воспроизводства популяций человека в далеком прошлом была невысока. Причины лежали в незащищенности примитивного человека от факторов внешней среды, высоком уровне травматизма беременных женщин, распространенности инфекционных заболеваний в силу низкого уровня санитарно-гигиенических условий жизни, небольшой продолжи-

тельности жизни человека того периода и высокой смертности детей раннего постнатального периода. Очевидно, что материнская доминанта женщин ранних цивилизаций, их естественная потребность в заботе о детях не находила полного удовлетворения. По этой причине инициатива приручения диких животных со стороны женщины, в особенности приручения детенышей раннего возраста, выглядит вполне мотивированной и вероятной. Да и в современном обществе женская часть населения демонстрирует в отношениях с животными большую гуманность по сравнению с мужчинами. Как правило, именно женщины проявляют жалость и реальную заботу о бездомных, брошенных и больных животных.

Таким образом, концепция Ф. Гэлтона о первичности процесса приручения животных человеком без экономического интереса выглядит вполне убедительной. Одомашнивание животных с целью их утилитарного использования произошло позже. Каковы же причины изменения отношения человека к животным, эксплуатация которых изначально была запрещена? Каким образом изменилось отношение человека к прирученным животным?

Древний человек изначально занимался охотой и собирательством. К концу палеолита численность Homo sapiens как вида во многих биотопах достигла такого высокого уровня, что привела к резкому сокращению пищевых ресурсов — объектов охоты и собирательства. В ряде регионов охота на дикого зверя превратилась в непродуктивное занятие. Энергетические и временные затраты человека-охотника перестали быть адекватными ее результатам. Вот такие регионы современная наука и рассматривает в качестве очагов оседлой жизни человека и центров одомашнивания животных.

Обстоятельства заставили человека изменить свое отношение к некоторым видам домашних любимцев и заняться их разведением с утилитарными целями. Палеонтологические и антропологические исследования подтверждают тот факт, что в конце Палеолита жизнь древнего человека была чрезвычайно тяжела из-за скудости доступных пищевых ресурсов. Популяции человека, занимавшегося собирательством и охотой, находились на грани голодного вымирания. Имеются доказательства каннибализма, трупопоедания и капрофагии у людей этого периода, т. е. переход к утилитарному животноводству был продиктован объективной необходимостью.

Предпосылки для перемены психологии человека и его отношения к животному миру в ранних цивилизациях существовали всегда. Если инициатором приручения диких животных, вероятнее всего, была женщина, то более вероятным инициатором утилитарного животноводства, скорее всего, выступал мужчина.

Во-первых, мужчина изначально был охотником и его отношения с животными всегда оставались в некотором противоречии с моралью. Высокий уровень гормона тестостерона в крови обеспечивает не только половую активность. Тестостерон выступает и в качестве химического агента агрессивного поведения. Поэтому мужчина легче переходит от эмоции любви к эмоции ярости и агрессивным действиям, т. е. мужчина ранних цивилизаций был менее привязан к животным, выполнявшим функцию семейных любимцев. Следовательно, мужчине в силу особенностей физиологии и психологии было проще перейти к эксплуатации прирученных животных.

Во-вторых, религиозно-этические представления человека всегда позволяли сделать некоторое отступление от принятой морали. Этому имеются убедительные свидетельства (J. F. Serpel, 1991; M. Singer, 1968; R. Linton, 1936). Например, многие племена североамериканских индейцев содержали детенышей диких животных в своих домах. Но когда животные становились взрослыми, их выпускали на волю

и охотились на них. Мораль индейцев команчи изначально предполагала различное отношение к животным. Одних они воспринимали как своих врагов, которых необходимо убивать и использовать в пищу (буффало и индейцев других племен). К другим (лошадям) команчи относились как к своим рабам. А третьих (собак) почитали как близких родственников.

У женщин японской народности айну было принято вскармливать грудью медвежат. Животных воспринимали как равноправных членов семьи. Однако в конце концов их приносили в жертву и съедали. Оправдание этому лежит в религиозных представлениях народа айну. Медведи — временные гости из потустороннего мира духов. На земле у них одна цель — скорее вернуться в свой мир. Поэтому айну обращаются с медвежатами как с почитаемыми гостями. Убивая медведя, люди помогают животным вернуться домой.

Сибирские тунгусы практиковали жертвоприношение ручных оленей. Необходимость ритуала объясняли тем, что к ним периодически наведываются злые и коварные духи, которые в качестве примирения принимали жертву из числа членов семьи, роль которой выполнял олень. Надо отметить, что у народов севера, оказавшихся в экстремальных природно-климатических условиях, описана практика поедания не только прирученных животных — оленят и собак. В безысходных ситуациях в жертву приносились наименее полезные члены рода — старики, а после них в пищу использовали собственных детей раннего возраста.

Таким образом, оказавшись в тяжелейших экономических условиях, древний человек был вынужден радикально поменять свою мораль в части отношений с животным миром и перейти к утилитарному животноводству, т. е. к разведению прирученных животных с целью их последующего использования и удовлетворения своих витальных потребностей.

22.1. ПРИЧИНЫ ОДОМАШНИВАНИЯ ЖИВОТНЫХ ЧЕЛОВЕКОМ

Животные появились в близком окружении человека по разным причинам и в разное время. Одни животные привлекали человека как потенциальные источники пищи и сырья для изготовления одежды. Другие не давали продуктов питания, но скрашивали одиночество, помогали на охоте, охраняли жилище, служили транспортным средством. Были и другие причины.

В обобщенном виде причины разведения животных современным человеком представлены в таблице 30.

В последнее время вследствие того, что научное сообщество достигло высокого уровня научно-технического прогресса, человечество все больше внимания стало уделять не утилитарным проблемам жи-

Таблица 30

Причины разведения животных в неволе

Виды разведения животных	Причина
Доместификация животных	Для питания и изготовления одежды
	Для использования в качестве транспортного средства
	Для использования в качестве компаньонов человека
	Для развлечения и религиозных отправлений
	Для нужд медицины, научных и учебных целей
Консервация животных	С целью сохранения исчезающего вида
	Для расселения в природе
	Для сохранения генофонда (консервация клеток и тканей)
Содержание в качестве домашних любимцев	Содержание декоративных животных для удовлетворения эстетических потребностей человека
	В терапевтических целях
	Для купирования застойных эмоций, развивающихся вследствие одиночества

вотноводства (продуктивность, экономическая эффективность производства продуктов животноводства), а морально-этическим проблемам взаимоотношений человека с животными. Если раньше одомашнивание, как правило, сопровождалось истреблением дикого предка (примеры: крупный рогатый скот, лошади, овцы), то на современном этапе развития цивилизации ставится задача расширения присутствия в дикой природе вида, с которым ведется работа по одомашниванию.

Современное состояние научно-технического потенциала мирового сообщества таково, что человек может взять на себя ответственность за регуляцию не только численности, но и видового разнообразия животных в природе. Однако этого нельзя добиться без глубокого знания особенностей поведения разных видов животных в разных условиях жизни, чем, собственно говоря, и объясняется повышенный интерес к этологии на современном этапе.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРОЦЕССА ДОМЕСТИФИКАЦИИ

Влияние одомашнивания на поведение животных очевидно. Но из-за того, что процесс одомашнивания диких животных занимает очень большой исторический период и исчисляется тысячелетиями, этологические адаптации животных не столь очевидны, как это может показаться при первом рассмотрении.

Существует несколько методических приемов изучения данной проблематики. Здесь допустим сравнительный анализ, прием ретроспективного восстановления эволюции поведенческих адаптаций и даже экспериментальное моделирование процесса доместификации.

1. Сравнение поведения одомашненных животных с поведением их диких предков.

Это наиболее привлекательный методический прием, дающий предельно убедительную доказательную базу. Но у него имеется ряд ограничений. Во-первых, дикие предки не всех одомашненных видов животных сохранились в природе к настоящему времени. Поэтому и сравнивать поведение домашних животных зачастую не с кем. Так, последний представитель тура европейского — дикого предка современного крупного рогатого скота — был уничтожен на территории Польши три столетия назад. Ближайший родственник домашней лошади — лошадь Пржевальского — фактически исчез из природных биотопов в XX в.

Во-вторых, сам дикий предок со времени начала одомашнивания того или иного вида наверняка подвергся существенным изменениям, включая изменения поведения. Так, скажем, предки современной домашней собаки — волки, шакалы и койоты — радикально изменили свое поведение в течение последних нескольких десятилетий. Койоты безапелляционно внедрились в городскую среду, а волки подверглись гибридизации с домашней собакой. Все это отразилось на их поведении. Поведение койотов более ориентировано на свалки и пищевые отбросы у человеческого жилья. Изменилось поведение и волка.

За прошедшие века и тысячелетия в пределах одного вида сформировалось несколько географических популяций животных, различия между которыми могут быть очень существенными. Так, специалисты подметили, что различий в поведении домашней и дикой индеек меньше, чем различий в поведении отдельных популяций этой птицы в природных биотопах.

Сравнительные исследования культурной формы атлантического лосося и особей из природных популяций убеждают в том, что в процессе одомашнивания животные утрачивают многие признаки (в том числе и поведенческие), характерные для их диких предков. Благодаря высокой плодовитости, высокому темпу роста

и общей пластичности исходной формы одомашнивание атлантического лосося заняло значительно меньший временной промежуток, чем одомашнивание других видов животных. Результатом доместификации стали глубокие морфологические и, следовательно, физиологические изменения. Размер тела, изменения пропорциональности его частей (головы, плавников) привели к изменению характера локомоций у рыб, принадлежащих к одомашненной популяции. А предоставленная человеком защита от разного рода стресс-факторов имела своим следствием снижение стресс-реактивности.

Следует отметить и то, что в естественные биотопы попало большое количество рыбы из рыбопитомников. Между одомашненными и дикими лососями возникли гибриды. Этот факт еще больше усложняет сопоставление поведения одомашненных и диких популяций лосося.

В целом, одомашнивание атлантического лосося внесло коррективы в половое, пищевое, групповое поведение, а также подавило миграционную активность рыбы.

В-третьих, домашние животные могут быть потомками нескольких видов (подвидов) диких животных (например, как это имеет место у домашней собаки), что также усложняет сопоставление поведения животных.

2. Ретроспективный анализ адаптационных изменений.

Данный методический подход основывается на сравнении поведения животных различных генераций и различного уровня одомашненности. Этот метод эффективен в случае высокой скороспелости и плодовитости животных. Он позволяет исследователю вести наблюдение за несколькими поколениями животных, которые находятся на разной стадии одомашнивания, но содержатся в одинаковых условиях. Наилучшим объектом для ретроспективного анализа поведения животных служит природная и лабораторная муха дрозофила, мыши, морские свинки, крысы.

Таблица 31

Поведение домовых норвежских крыс разного окраса (по A. R. Cottle и E. O. Price, 1987)

Особенности поведения	Крысы дикого окраса	Крысы черного окраса
Позволяет трогать себя	64%	96%
Позволяет ударить себя	32%	89%
Активно-оборонительные действия	59%	25%
Отпрыгивает от незнакомой пищи	91%	57%

Исследования по одомашниванию домовой мыши показали, что даже через 10 поколений эти животные не имеют поведенческих адаптаций к неволе. Только в случае целевого подбора с использованием инбридинга у домовой мыши удается подавить агрессивность и страх перед человеком.

Ученые, проводившие работу по одомашниванию животных, заинтересовались вопросом, не существует ли у животных «ген одомашнивания». При разведении в неволе красной лисы звероводы выявили связь между окраской шерсти и агрессивностью животных. Мутантные (по окраске меха) лисы в меньшей мере избегали контактов с человеком.

Известна взаимосвязь между уровнем прирученности (послушания) дикой норвежской крысы с серой и черной окраской шерсти (табл. 31).

Результаты опытов, приведенные в таблице, свидетельствуют о том, что у крыс черного окраса менее выражена агрессивность и страх по отношению к человеку. Поэтому можно говорить о предрасположенности к приручению крыс черного окраса.

Исследования Hayssen, выполненные на другом виде грызунов — мышах Peromyscus maniculatus, показали, что у этого вида поведение не меняется на протяжении 20 поколений выращивания в неволе. Однако у особей с измененной окраской

меха отмечали снижение страха и агрессивности по отношению к человеку. Мыши с измененной окраской шкурки были менее пугливы, они больше времени уделяли уходу за телом и меньше времени находились настороже.

Однако лисы, крысы и мыши — это единственные животные, у которых обнаружена взаимосвязь между геном окраски меха и поведением. У подавляющего большинства животных поведение имеет полихромосомную и гетерогенную природу.

В то же время эксперименты, выполненные на лабораторных животных и лисах, убедительно свидетельствуют о том, что далеко не все особи в пределах одной популяции животных способны адаптироваться к жизни в искусственных условиях.

3. Гибридизация животных из диких и домашних популяций.

Гибридизация — это процесс скрещивания животных разных видов. Однако часто под гибридизацией понимают и скрещивание животных разных популяций, относящихся к одному виду. При гибридизации возникают многочисленные проблемы, в основе которых лежат два явления: нескрещиваемость видов между собой и бесплодие гибридов.

Причинами нескрещиваемости животных и бесплодия гибридов выступают морфофункциональные различия животных, генетическая разнородность (неодинаковое количество хромосом и разнородность их структуры), несовместимость половых продуктов.

Зачастую сперматозоиды самца одного вида не в состоянии лизировать оболочку яйцеклетки самки другого вида и проникнуть в нее. Иммунная система самки воспринимает чужеродную сперму или образовавшуюся зиготу как антиген и подвергает ее отчуждению, что проявляется или в форме рассасывания структуры, или в форме ее физического изгнания из половой системы (аборт). В случае, когда иммунореактивность самки не проявляет столь показательной агрессивности по отношению к образовавшейся зиготе и эмбриону, скрытый конфликт приводит к нарушению органогенеза и стерильности гибридов. В тех случаях, когда стерильность и жизнеспособность получаемых гибридов ассоциируется с полом, проблемы распространяются, как правило, на гибридных самцов.

С точки зрения цитогенетики существует три причины, ограничивающие гибридизацию:

- несоответствие числа хромосом в кариотипе;
- различия в строении хромосомного аппарата;
- изменение генного состава.

Однако привлекательность метода гибридизации подвигла ученых на поиски методов преодоления нескрещиваемости видов. В настоящее время на практике используются переливание крови от одной особи к другой, смешение спермы самцов скрещиваемых видов (популяций), применение реципрокного (обратного) скрещивания, гормональная стимуляция половой активности, применение специальных разбавителей спермы и некоторые другие.

Эти методики применяются на крысах, мышах, собаках, овцах, свиньях, лошадях, рыбе (карп, лосось, осетр). Чаще всего гибридные формы по большинству изучавшихся признаков занимали промежуточное положение между дикими и одомашненными родителями.

Крысы. В таблице 32 приведены результаты исследований поведения диких норвежских крыс, одомашненных норвежских крыс и их гибридов (Price, Loomis, 1973). В эксперименте в лабораторные клетки с крысами трех уровней одомашненности на 5 минут помещали незнакомый предмет. Далее фиксировали продолжительность латентного периода активных действий, количество локомоций в исследовательском поведении и продолжительность груминга.

Таблица 32

Поведенческие ответы крыс на предъявление незнакомого предмета

Поведенческий ответ	Линии крыс			
	DD	DW	WD	WW
Латентный период, с	22,1	8,7	6,7	5,2
Количество активных действий	25,1	32,4	47,5	63,6
Продолжительность груминга, с	25,4	72,2	65,1	119,4

D — домашняя крыса; W — дикая крыса. Первая буква — материнская линия.

Очевидно, что дикие крысы (WW) более активны. Они больше внимания уделяют исследованию нового незнакомого раздражителя (63 против 25 активных действий) по сравнению с крысами домашней линии (DD). Латентный период их исследовательской активности в 4 раза короче, чем у одомашненных крыс. Дикие крысы в 4 раза больше времени (119 с против 25 с) занимались чисткой тела (грумингом).

Гибридные линии (DW и WD) демонстрировали промежуточные показатели. У них в 2–3 раза сократилось время латентного периода. А время груминга, наоборот, возросло в 2–3 раза. Гибридные крысы проявляли более высокую двигательную активность в сравнении с одомашненными аналогами, но на фоне диких предков двигались меньше.

Свиньи. В процессе одомашнивания у свиней произошли глубокие изменения анатомии, физиологии и поведения. Морфологические изменения коснулись строения черепа, грудной клетки, трубчатых костей и скелета в целом, кожи, волосяного покрова, пищеварительного тракта. У одомашненных свиней по сравнению с дикими предками изменилась скорость роста, скороспелость, плодовитость. У культурных пород свиней появилась способность к накоплению большого количества жира в теле, особенно в подкожной клетчатке. Поэтому гибриды культурных пород и диких свиней представляют большой интерес не только для этологов, но и для специалистов других биологических дисциплин. Показательна история создания семиреченской породы свиней.

С конца 1940-х до 1960-х гг. в Казахстане проводились исследования по гибридизации одомашненных свиней и среднеазиатского кабана. В результате разведения «в себе» гибридов среднеазиатского кабана, крупной белой породы и свиней кемеровской породы была создана своеобразная порода свиней, хорошо приспособленных к использованию в животноводстве Казахстана, получившая название «семиреченской». Необходимость создания новой породы была продиктована тяжелыми природно-климатическими условиями Юго-Восточного Казахстана с большими суточными и сезонными перепадами температур, малоснежными зимами и неблагоприятными кормовыми возможностями региона. Традиционные для свиноводства европейских стран породы свиней здесь плохо себя проявляли.

Гибридные поросята первого поколения (кабан — крупная белая) имели эффектную внешность: они были полосатыми. Однако у животных был дикий нрав, и они выделялись высокой подвижностью. Для содержания гибридов были непригодны традиционные станки. Поросята из них выпрыгивали и убегали. Поэтому фактически для их содержания применяли не станки, а клетки, закрытые сверху сеткой. При появлении человека животные беспокоились, демонстрировали явный испуг и проявляли недоверие даже к обслуживающему персоналу. Взрослые гибриды уже представляли явную опасность для человека, поскольку были свирепыми, демонстрировали большую дистанцию безопасности. При ее сокращении по ини-

циативе человека животные могли на него напасть. Естественно, что продуктивные качества таких животных были далеки от желательных.

Радикально избавиться от дикости животных удалось посредством создания тройных гибридов (кабан — русская белая — кемеровская порода). При разведении в себе применялась жесткая выбраковка агрессивных животных.

Лошади. Широкую известность получили опыты по созданию гибридов домашней лошади с зебрами, лошадью Пржевальского и куланом. Потомство лошади и зебры — «зеброиды» — всегда бесплодны. Зеброиды наследуют внешние признаки и поведенческие особенности от зебры. Они демонстрируют дикость и плохо поддаются приручению.

У гибридов домашней лошади и лошади Пржевальского бесплодны самцы. У гибридных самцов отмечали проблемы в развитии семенников (асимметрию, недоразвитие, дегенеративные процессы, отсутствие сперматогенеза). У гибридных самок до 10-летнего возраста отмечали нормальную половую цикличность, способность к зачатию, нормально протекающую беременность и роды. Гибриды хоть и отличаются свирепым нравом, но поддаются приручению и обучению для использования в качестве рабочих лошадей.

Гибриды лошади и кулана (конекуланы) бесплодны. Их поведение больше напоминает поведение кулана, т. е. у них дикий нрав и высокая боязнь человека. Они не поддаются приручению и, тем более, выездке.

Овцы. В литературе описаны результаты гибридизации домашних овец с их дикими родственниками. Так, выдающийся отечественный животновод-селекционер М. Ф. Иванов скрестил овец тонкорунной породы с диким бараном муфлоном. Гибриды первых поколений отличались повышенной активностью, настороженностью и боязливостью. Они не подпускали к себе человека.

В результате продолжительной и кропотливой работы ученый создал новую породу тонкорунных овец — горный меринос. Методом отдаленной гибридизации была создана и другая порода — архаромеринос. Овцы этих пород унаследовали от диких родственников способность преодолевать большие расстояния, жить в условиях пониженного атмосферного давления и относительного дефицита кислорода. В то же время этих овец отличают ценные продуктивные качества — высокие настриги и тонкая шерсть.

Аналогичным образом вели себя и гибридные ягнята, полученные от каракульских овец и архара, каракульских овец и дикого батагского барана.

Крупный рогатый скот. Предком современного крупного скота обоснованно считается европейский тур, который был истреблен 300 лет тому назад. Поэтому получить гибриды современного крупного рогатого скота и его предков невозможно. Однако крупный рогатый скот скрещивали с генетически родственными видами животных.

По разным причинам крупный рогатый скот скрещивали с зебу, яком, зубром, бизоном, гаялом, бантенгом. Гибриды КРС и зебу обладают определенными достоинствами. Они плодовиты. Гибриды имеют высокую резистентность к ряду заболеваний, включая пироплазмоз, наследуют от зебу высокую жирномолочность, не требовательны к корму. Однако гибридов отличает тяжелый нрав, что проявляется прежде всего в недоверии к человеку.

Гибриды домашних коров с быками зубров и бизонов плодовиты, но крайне неудобны для разведения в искусственных условиях. Отличаясь смирным характером и доверием к человеку в первые годы жизни, гибриды с возрастом становятся плохо управляемыми, неукротимыми и опасными для человека животными.

Собаки. Предками современной домашней собаки считают волка и шакала. Однако помимо этих двух видов, койот,

собака Иностранцева и некоторые вымершие виды имеют (имели) по 78 хромосом и рассматриваются как потенциальные кандидаты на роль предков домашней собаки. Однако сильным аргументом в пользу волка как основного предка собаки служит то, что волк и современная домашняя собака имеют очень много общих морфологических, физиологических и этологических свойств. Так, Д. П. Скотт из университета штата Огайо описывает у собаки 90 видотипичных этологических проявлений, из которых 71 характерно и для волка. Изучение поведения шакала и койота выявило значительно меньше общих поведенческих свойств у этих животных с современной домашней собакой.

Однако все предполагаемые предки легко скрещиваются с домашней собакой. Известны гибриды собаки и волка, собаки и шакала, собаки и койота.

Достаточно хорошо изучено поведение гибридов волка и собаки. В случае, когда гибридные щенки воспитываются в волчьей стае, они становятся чрезвычайно опасными для человека животными. Гибриды наследуют от волка свирепость, физическую силу и выносливость и в то же время утрачивают страх перед человеком. Гибриды ведут себя дерзко, смело заходят в населенные пункты и нападают на домашних животных. Положение усугубляется тем, что они зачастую имеют внешность обыкновенной безнадзорной собаки и не вызывают опасений у человека.

При выращивании в окружении людей гибриды волка и собаки проявляют дружелюбность и даже привязанность к человеку. Однако гибридные животные, как правило, наследуют от волка охотничьи повадки. Поэтому они могут проявлять охотничьи наклонности в отношении домашних животных других видов.

Известны опыты по гибридизации собаки с шакалом с целью повышения обонятельной чувствительности. Использование подобных животных в криминалистической работе не выявило очевидных преимуществ гибридов перед обычными служебными собаками. Однако преимущества в выносливости, физической силе и ловкости гибридных особей очевидны. Вероятно, на защитно-караульной службе гибриды благодаря большей физической силе и выносливости могут быть использованы с большей эффективностью, чем представители многих современных пород собак.

Таким образом, опыты по скрещиванию диких и одомашненных животных дают информацию о наследуемости некоторых этологических свойств животных и влиянии доместификации на поведение животных. Прежде всего бросается в глаза дикость и агрессивность гибридов как доминантных признаков. Только методом жесткого отбора и выбраковки гибридных животных для разведения в себе селекционерам удается избавиться от этих неблагоприятных этологических признаков. В случае с гибридами домашней собаки и волка возникает необходимость в более строгом тренинге и своевременном пресечении агрессивных действий гибридных животных по отношению к другим домашним животным.

22.2. ПРЕДРАСПОЛОЖЕННОСТЬ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ К ПРИРУЧЕНИЮ И ОДОМАШНИВАНИЮ

Опыт содержания животных в зоопарках показывает, что не все животные одинаково успешно адаптируются к условиям неволи и постоянному присутствию человека. Существуют виды, которые не в состоянии вынести ограничение свободы и постоянное присутствие в своем близком окружении человека. В процессе доместификации разные виды животных подвергались разной степени ограничения в жизненном пространстве. В большинстве случаев инициатором одомашнивания выступал человек. При этом он преследовал разные цели.

Исследователи единодушны в том, что в тропическом поясе, где человек сравнительно легко добывал себе пищу собирательством, охотой и рыбалкой, приручение и одомашнивание животных происходило не с целью производства продуктов питания. Так, есть убедительные доказательства того, что домашняя курица и индейка появились в хозяйстве человека по религиозным соображениям. Буйвола и лошадь одомашнивали для использования в качестве транспортного средства. Кошка и хорь одомашнены с целью защиты запасов зерна от грызунов.

В районах с умеренным и суровым климатом одомашнивание преследовало в качестве главной цели производство пищевых продуктов и материалов для защиты от непогоды (крупный рогатый скот, олени, овцы, козы, гуси, утки).

Успешность или неудача в доместификации животных определяется этологической пластичностью вида и его способностью переносить ограничение физической свободы и присутствие человека.

Далеко не все виды животных и особи в пределах популяции способны адаптироваться к предлагаемым человеком условиям жизни. Поэтому за всю историю человечества было одомашнено всего несколько видов животных из более чем миллиона населяющих планету видов.

Ученые и сегодня пытаются найти новых кандидатов для совместного проживания с человеком из числа оставшихся в дикой природе видов.

H. Hemmer 1988) изучил потенциальные возможности ряда диких жвачных с точки зрения пригодности для одомашнивания. В качестве критериев оценки ученый использовал такие показатели, как агрессивность поведения, уровень социальной активности, социальная толерантность, толерантность к физической изоляции, сезонность поведения, двигательная активность.

Тестированию подверглись косули, лани, пятнистый олень, благородный олень, лоси. С точки зрения ученого наиболее пригодным видом к одомашниванию оказалась лань (Dama dama), а наименее приспособленными к жизни в искусственных условиях оказались лось и косуля. Наиболее уязвимой чертой лани признана ее чрезмерная пугливость и склонность к панике.

Благоприятные и неблагоприятные свойства диких животных с точки зрения пригодности к одомашниванию приведены в таблице 33 на с. 498.

Большинство одомашненных видов животных имеют те качества, которые приведены в таблице как положительные и предрасполагающие вид к одомашниванию. Это распространяется на жвачных животных с их стадностью, низкой агрессивностью, более простыми требованиями к условиям содержания и кормления.

Большинство одомашненных животных относятся к группе зрелорождаемых (кошки и собаки составляют исключение). Поэтому их детеныши требуют меньше внимания как со стороны матери, так и со стороны человека. Телят, поросят, ягнят легче перевести на искусственные корма и вырастить без участия родителей.

Особенности полового поведения и физиологии размножения одомашненных видов упрощают процесс их воспроизводства в искусственных условиях. Для домашних животных разработаны технологии искусственного осеменения, трансплантации эмбрионов и клонирования.

Среди домашних животных существует всего несколько видов с неблагоприятными для процесса одомашнивания этологическими и физиологическими свойствами. Прежде всего таким видом является домашняя кошка — животное асоциальное, плотоядное, с территориальным поведением, приносящее незрелое потомство. Помимо этого, представители семейства кошачьих плохо переносят человека. Сравнение 16 видов мелких кошек на предмет их пригодности для приручения и одомашнивания показало, что только один вид —

Таблица 33

Общие свойства поведения животных, определяющие их предрасположенность к одомашниванию (по E. O. Price, 2002)

Положительные качества	Неблагоприятные признаки
Социальная структура популяции	
Социальная организация — иерархия	Социальная организация — солитеры, территориальность
Стадность	Семейные группы
Самцы в структуре стада	Самцы отделены от группы
Агрессивность	
Низкий уровень внутривидовой агрессии	Высокая внутривидовая и межвидовая агрессия
Половое поведение	
Обезличенное спаривание (промискуитет)	Образование семейных пар
Доминирование самцов	Доминирование самок
Инициация половой активности со стороны самца	Инициация половой активности со стороны самки
Символизация сексуальных намерений при помощи движений и поз	Сигналы сексуального возбуждения формируются за счет изменения окраски тела или за счет морфологических изменений
Родительское поведение	
Зрелорождаемость	Незрелорождаемость
Молодняк легко отделяется от родителей	Продолжительный период связи детенышей с матерью
Реакция на человека	
Легко приручаются	Плохо приручаются
Короткая дистанция безопасности	Большая дистанция безопасности
Неагрессивное отношение к человеку	Агрессивное отношение к человеку
Легкая управляемость	Плохая управляемость
Потребность внимания со стороны человека	Независимость (нежелание контактировать с человеком)
Темперамент	
Умеренный или низкий темперамент	Избыточная подвижность
Низкая чувствительность к изменениям среды обитания	Высокая чувствительность к изменениям среды обитания
Пугливость и предпочтения	
Низкая пугливость	Избыточная пугливость, склонность к панике
Невысокая требовательность к личному пространству	Индивидуальная потребность в большом жизненном пространстве
Не нуждается в специальном укрытии	Потребность в специальных укрытиях
Высокая толерантность к соплеменникам	Низкая толерантность к соплеменникам
Особенности пищевого поведения	
Всеядность	Плотоядность*
Широкий спектр пищевых ресурсов	Высокая требовательность и высокая избирательность по отношению к кормовым средствам

*На жвачных не распространяется.

оцелот (Felis pardalis) обладает небольшой предрасположенностью к приручению. Подавляющее большинство видов демонстрирует крайнюю нетерпимость к присутствию человека и предельное нежелание контактировать с ним.

Эти исследования укрепляют позиции тех ученых, которые считают, что при одомашнивании Felis silvestris lybica египтяне использовали какие-то изощренные приемы, а не метод приручения, который на представителях семейства кошачьих не работает. Ярко выраженная независимость домашней кошки есть результат того, что в процессе одомашнивания человек не смог оказать такого давления на ее предка, как в случае с другими видами, подвергшимися одомашниванию. В процессе одомашнивания человек не ограничивал физическую свободу кошки и не оказывал давления на ее генетический аппарат.

Не менее загадочным феноменом выглядят и перемены в поведении домашней собаки в связи с ее эволюцией из волка. По общепринятым критериям дикий предок собаки волк абсолютно не предрасположен к приручению и одомашниванию. Многочисленные попытки приручения взрослого волка и его щенков терпели и продолжают терпеть фиаско.

Антропологи утверждают, что в утилитарном отношении волк был неинтересен человеку мезозойской эры. Этого зверя отличала высокая агрессивность, страх и ненависть по отношению к человеку. К тому же спектр питания волка совпадает с пищевыми предпочтениями человека, т. е. иметь пищевого конкурента в своем приближении древний человек желания не испытывал.

Вероятно, контакты человека с волком возникли на позднем этапе развития человеческой цивилизации. С переходом человека на оседлый образ жизни, с развитием земледелия и животноводства волк стал приближаться к поселениям человека. Здесь зверь находил легкую добычу — домашних животных, а также пригодные в пищу отходы жизнедеятельности человека (кал, навоз, кости, испорченные продукты, падаль и пр.).

Позже в приблизившейся к человеку волчьей популяции произошел отбор и закрепление таких качеств, как пониженные агрессивность и страх перед человеком. Эти далекие предки домашней собаки адаптировались и к кочевому образу жизни человека, и к его занятиям охотой и животноводством. Вероятно, на каком-то этапе эволюции волк начал выполнять охранную функцию своих потенциальных пищевых ресурсов. Он защищал свою пищевую нишу вблизи человеческого жилья от набегов более диких стай и хищников других видов. Человек усмотрел пользу от сожительства с такими волками и стал терпимее к ним относиться.

Впоследствии вошедшие в контакт с человеком животные получили ряд преимуществ перед своими более дикими соплеменниками. Они имели более доступные пищевые ресурсы, покровительство (защиту) человека, убежище от непогоды. Эти благоприятные условия послужили причиной роста плодовитости и скороспелости волка, что отразилось на численности этой популяции животных. Снижение давления естественного отбора усилило роль инбридинга в эволюции животных. В результате в популяции приближенного к человеческому жилью волка появились более мелкие особи, которые проявляли меньшую агрессивность, отказались от хищного образа жизни и нуждались в меньшем количестве пищи. Вероятно, именно такие особи были приняты человеком для охраны жилища, в качестве компаньонов во время охоты, при пастьбе скота. Кроме того, собаки сами по себе служили источником мяса для человека.

Так или иначе, процессу одомашнивания волка и превращения его в домашнюю собаку предшествовал длительный период параллельного существования волка и человека с конечным сближением по инициативе дикого предка собаки.

Предложенная гипотетическая схема эволюции собаки подкрепляется рядом современных наблюдений. Так, Р. М. Coppinger (2001) описывает жизнь одного племени собирателей и охотников на острове Пемба (восточное побережье Африки). На острове параллельно с людьми сосуществует особая популяция собак. Географическая удаленность от континента и изоляция привели к формированию на острове животных оптимального для данных условий жизни генотипа. Это сухие, короткие, гладкошерстные животные различной масти со средней живой массой около 14 кг. У многих особей имеются отметины на голове, ушах, конечностях и хвосте. У собак висячие или стоячие уши с загнутыми кончиками.

Возле каждой хижины имеется выгребная яма и место для бытового мусора. Собаки группами по 3 головы (вероятно, родственники) держатся на приличном расстоянии от жилья человека. Жители острова не вступают в прямой контакт с собаками, отгоняют их от своего жилища, не без основания считая их грязными животными. После каждого появления человека у выгребной ямы или кучи мусора группа собак приближается и поедает экскременты или пищевые отходы, оставленные людьми. Между собаками и людьми сложились отношения, которые взаимовыгодны.

Собак острова Пемба нельзя считать ни дикими, ни одомашненными. Первый шаг к сближению сделали животные. Второй шаг, который предполагает завершение процесса одомашнивания, остается за человеком. Прямой контакт человека с собакой, ее приручение и направленная селекция желательных признаков в конце концов приведет к появлению популяции животных со всеми классическими признаками одомашненной собаки. Допустимо предположить, что тысячелетия назад похожие отношения сложились между древним человеком и предком домашней собаки.

Итак, кошка и собака добровольно вошли в контакт с человеком и получили тот статус, который имеют на современном этапе своей эволюции.

Одомашнивание других видов изначально было инициировано человеком и протекало под влиянием его целенаправленных действий. Животных отлавливали и помещали в условия, ограничивающие их свободу. Прирученные особи разводились «в себе» с чисто утилитарными целями для получения мяса, молока, яиц, шерсти, меха. Однако это произошло не ранее того момента, когда человек освоил земледелие и у него появились излишки продовольствия, которые он мог использовать на корм прирученных животных.

Процесс одомашнивания животных еще не завершен как в плане работы с уже одомашненными видами, так и в плане одомашнивания новых видов животных. Несколько десятков лет тому назад такие ценные рыбы, как атлантический лосось и осетр почти исчезли из природных биотопов. Однако в настоящее время этим видам вымирание не угрожает. Но популяции атлантического лосося и атлантического осетра в естественных водоемах сегодня на 90% представлены потомками домашних форм рыбы, которую разводили искусственно в рыбоводных хозяйствах.

Человек постоянно совершенствует породы лошадей, крупного рогатого скота, свиней, птиц и других животных. Параллельно ведется работа с рядом видов диких животных, которые по разным причинам целесообразно иметь среди домашних животных. Имеется в виду работа с животными, естественная среда обитания которых разрушена и которым угрожает вымирание. Возникает необходимость заселения опустошенных и искусственных биотопов, пополнения коллекций зоопарков. Так, проводится работа с мускусным быком (Ovibos moschatus), возвращение которого в места исторического расселения стало возможным лишь после успешного приручения и разведения в неволе.

К настоящему времени воссозданы большие популяции овцебыка (Ovibos blainville) на севере Канады и в России на Таймырском полуострове и на острове Врангеля. Теперь этому интересному аборигену заполярья вымирание не угрожает.

В процессе одомашнивания находится канна (Taurotragus oryx) и гигантская сумчатая крыса (Cricetomys gambianus).

В Южной Америке ведется работа по одомашниванию крупного грызуна капибары (Hydrochaeris hydrochaeris) с хорошими мясными и меховыми качествами.

Океан остается загадочным миром, в котором обитает большое количество видов позвоночных и беспозвоночных животных. Водная фауна — резерв видов для одомашнивания в будущем. В океане постоянно обнаруживаются виды с полезными для человека признаками. Поэтому такие животные имеют шансы стать в будущем домашними животными.

Сильным тормозом процесса доместификации животных служит неспособность многих видов размножаться в неволе. Такая ситуация характерна для ряда видов беспозвоночных и рыб, которые являются привлекательными для человека как продуктивные и декоративные объекты разведения. Среди ценных в пищевом отношении креветок, лососей и осетровых рыб есть виды, легко адаптируемые к жизни в неволе, но не способные к размножению в садках и искусственных бассейнах. Воспроизвести условия, необходимые для созревания у рыб гонад и нереста, зачастую невозможно по объективным причинам. Частично проблема разрешается в случае искусственной стимуляции полового поведения животных через повышение температуры воды, увеличение продолжительности фотопериода, изменения pH воды и ее жесткости. Радикальным средством разрешения проблемной ситуации служит и применение гормональной стимуляции гаметогенеза, нереста и полового поведения. Именно этот прием на протяжении многих лет успешно используется рыбоводами для производства молоди растительноядных рыб — толстолобиков, амура. Рыбы этих видов широко представлены в составе ихтиофауны внутренних водоемов средней полосы. Однако их присутствие в Европе есть результат искусственного воспроизводства, так как здесь нет условий, аналогичных тем, что складываются в бассейне реки Амура, откуда эти рыбы были завезены.

Основу фауны нашей планеты составляют беспозвоночные животные. Многие из них представляют большую ценность для человека в качестве источника пищи и промышленного сырья. Эти животные обладают высокой скороспелостью и плодовитостью. Поэтому в будущем они, вероятно, будут одомашнены.

H. Gon и E. O. Price (1984) выявили у многих ценных видов беспозвоночных животных ряд общих поведенческих качеств, которые рассматриваются как благоприятные для процесса одомашнивания (см. табл. 34, с. 502).

Многие виды беспозвоночных хорошо переносят неволю и не требовательны к условиям содержания. В качестве примера можно вспомнить такие виды моллюсков, как мидии или перловицу. Эти беспозвоночные давно вошли в культуру и успешно разводятся в садках.

Медоносная пчела также представляет беспозвоночных, многие годы сосуществующих под опекой человека. Правда, распространено суждение, что медоносная пчела не является объектом одомашнивания, а находится в симбиотических отношениях с человеком. Зависимость человека от пчелы очевидна. Мед, воск, пыльца, прополис — это малая часть благ, которые дает пчела человеку. Пчела получает от человека защиту от вредителей, хищников, непогоды. По данным американской статистики, в сельском хозяйстве США около 130 видов растений опыляются пчелами. Суммарный вклад в доходность сельского хозяйства страны от работы пчел оценивается в несколько миллиардов долларов.

Таблица 34

Этологические признаки, благоприятствующие одомашниванию беспозвоночных животных

Благоприятные признаки	Неблагоприятные признаки
Уровень социализации и структура популяций	
Стайный образ жизни	Одиночный образ жизни
Малая площадь жизненного пространства	Территориальное поведение на большой площади
Смешанные половозрастные группы	Однополые группы
Крепкое тело	Нежное тело
Внутри- и межвидовая агрессия	
Неагрессивный вид	Высокая агрессивность
Альтруизм	Каннибализм
Половое поведение	
Инициация размножения самцом	Сложная цепь ритуальных действий без гарантии копуляции
Сексапильные сигналы посредством движений и поз	Высокая смертность как побочный эффект полового поведения
Феромонорецепция	Образование семейных пар
Беспорядочное спаривание (промискуитет)	
Родительское поведение	
Охрана икры	Родительский уход за молодью
Живорождение	Незрелорождение
Непланктонофаговая молодь	Родительский каннибализм
Независимость молоди от родителей	
Строительство гнезда или убежища	
Реакция на человека	
Быстрое привыкание	Избыточная пугливость и беспокойство
Низкая реактивность	Высокая реактивность
Отсутствие враждебности	Антагонизм, токсичность и опасность для человека
Пищевое поведение	
Неразборчивость в питании и хороший аппетит	Высокая избирательность и узкий спектр кормовых средств
Отсутствие каннибализма	Питание исключительно живым кормом, каннибализм
Поедание искусственных кормов	Большое потребление корма без резервирования питательных веществ
Запасание питательных веществ в тканях организма	
Особенности поведения и предпочтения	
Оседлость	Миграции
Прикрепленность к субстрату	Бродячий образ жизни
Малая площадь обитания	Потребность в специфических условиях жизни
Нетребовательность к условиям жизни	Обязательность наличия сложно устроенного убежища
Необязательность наличия убежища	Экологическая специализация и притязательность
Экологическая нетребовательность	

Фруктовую мушку дрозофилу следует рассматривать как одомашненный объект. В научных лабораториях это насекомое используется на протяжении многих десятилетий. За время выращивания тысяч поколений в неволе человек глубоко внедрился в генетику вида и создал целый ряд высокоспециализированных линий дрозофил.

Из числа древнейших домашних животных необходимо упомянуть и о тутовом шелкопряде. Технология разведения тутового шелкопряда была известна китайцам еще за 2500 лет до нашей эры. Процветания древние китайские цивилизации достигли не в последнюю очередь благодаря тому, что был одомашнен тутовый шелкопряд. Китай несколько тысячелетий имел монополию на производство шелка. Благодаря тутовому шелкопряду и Великому шелковому пути на определенном этапе развития человечество обогатилось многими достижениями научно-технического прогресса. Международная торговля способствовала распространению научных и технологических достижений.

Домашним животным уже можно считать и пресноводную креветку Macrobrachium rosenbergii. Технология ее разведения стала доступной повсеместно. Креветку выращивают в 77 странах мира (O. Price, 2003).

В Японии широкое распространение в качестве декоративных животных получили такие беспозвоночные, как кузнечики, жуки, тараканы, сверчки. Их разведение в искусственных условиях и на искусственных кормах на протяжении многих поколений привело к утрате многих качеств, свойственных их диким предкам. Поэтому они не способны жить в своей природной среде обитания. Их можно рассматривать как домашних животных.

В качестве домашнего (полезного) животного нашла себя и домовая муха Musca domestica. Специальные многоплодные линии этого насекомого успешно применяются для переработки навоза и других органических отходов животноводства. Биологическая масса, полученная из личинок мухи, имеет высокую питательность и применяется для кормления животных. Половозрелая муха специализированных линий утратила ряд поведенческих адаптаций и не способна уже самостоятельно жить без опеки человека. Материнские линии мухи живут только в инсектарии с определенной температурой, влажностью и на особом рационе из сахара, молока, дрожжей и некоторых специальных добавок.

В научных центрах на протяжении многих лет разводят популяции таких беспозвоночных животных, как малярийный комар, платяная вошь, мясная муха. Из-за своей неприспособленности к самостоятельной жизни эти насекомые также имеют все основания называться домашними животными.

22.3. ОБЩАЯ ОЦЕНКА ЭТОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ВСЛЕДСТВИЕ ОДОМАШНИВАНИЯ ЖИВОТНЫХ

В специальных изданиях не затихают споры ученых о характере изменений, которые возникли в поведении одомашненных животных. Высказывается точка зрения, что доместификация с предложенными человеком «тепличными» условиями содержания животных привела *к дегенерации их поведения*, т. е. у одомашненных животных поведение упростилось, поскольку утратило, по крайней мере частично, свое адаптивное предназначение.

Чарльз Дарвин в свое время отметил, что многие биологические признаки диких животных утрачиваются в процессе доместификации, поскольку на протяжении многих поколений остаются невостребованными при содержании животных в неволе. Действительно, у одомашненных

животных более низкий биологический потенциал выживаемости в природных условиях. Но следует ли это воспринимать как признак общей дегенерации поведения животных?

На чем основано суждение о дегенерирующем влиянии доместификации на поведение животных? На частных случаях. Сошлемся на некоторые примеры. Искусственная преднамеренная селекция домашних кур яичного направления привела к тому, что куры многих современных пород утратили инстинкт насиживания и ухаживания за цыплятами. Селекция индеек с предпочтением особей с развитой грудной мышцей привела к тому, что у индюков возникли проблемы с естественной копуляцией. Проблемы полового поведения возникли и у уток мясного типа, а также у цыплят-бройлеров.

При создании молочных пород крупного рогатого скота выбраковывались коровы с сильной материнской доминантой, которая предполагает определенную агрессивность к человеку и создает трудности с доением животных после отела. Коровы современных пород крупного рогатого скота молочного направления не проявляют заботы о потомстве, т. е. утратили родительское поведение в процессе одомашнивания. Раннее половое созревание и беременность зачастую сопровождаются недоразвитием материнской доминанты у самок домашних животных. Молодые овцы, козы, суки в такой ситуации могут отказаться от своих детенышей.

В литературе приводятся многочисленные примеры отсроченного или полного недоразвития животных в неволе. Так, у пекинских уток домашних популяций утята выклевываются с недоразвитыми навыками социального поведения. Прирученные в раннем возрасте галки также имеют глубокие нарушения в сфере социального поведения при контактах с соплеменниками.

Однако перечисленные этологические потери не абсолютны. В определенных условиях у домашних животных утраченные стереотипы поведения восстанавливаются. Куры возвращаются к насиживанию яиц, коровы начинают заботиться о теленке. Матери-отказницы при повторной беременности становятся заботливыми родителями. Поэтому правомернее говорить о количественных изменениях в поведении, а не об абсолютной дегенерации поведения животных под влиянием одомашнивания.

Причиной утраты некоторых поведенческих стереотипов является отсутствие определенных ключевых раздражителей в среде обитания домашних животных на протяжении многих поколений. А многие поведенческие алгоритмы требуют постоянных тренировок, для проявления многих инстинктов необходимы специфические раздражители. Отдельные поведенческие проявления взрослых животных невозможны без игрового подкрепления в раннем онтогенезе. Некоторые поведенческие формы животные приобретают в результате подражания старшим. Поэтому при изолированном выращивании молодняка нарушается процесс созревания врожденного поведения и научения животных. Так, раздельное содержание самцов и самок в игровой период нарушает формирование у самцов алгоритмов полового поведения.

В отсутствие социальных контактов нарушается половое поведение не только у самцов, но и у самок. Кошки, выросшие в изоляции от своих соплеменников в человеческой семье, проявляли высокую агрессивность к другим кошкам и незнакомым людям. У них был нарушен половой цикл и проявлялось аномальное половое поведение.

Волки (Canis lupus) в неволе быстрее решают проблемные задачи, но тяжело поддаются оперантному научению. У собак же условно-рефлекторная методика научения не вызывает трудностей даже при слабом положительном подкреплении.

Таким образом, действительно в ряде случаев доместификация приводит к упрощению поведения животных.

Есть иная, также аргументированная точка зрения на изменение поведения животных под влиянием процесса доместификации. Коротко ее отражает тезис: *в неволе у животных не происходит общей дегенерации, поскольку новые условия жизни стимулируют иное направление адаптивного развития*. Это направление эволюции (доместификация) затронуло морфофункциональные и поведенческие качества животных. Поэтому изменения поведения у одомашненных животных следует считать этологическими новоприобретениями.

Особую роль в эволюционном развитии поведения домашних животных сыграл их постоянный контакт с человеком. Влияние человека как социума прежде всего отразилось на морфологическом развитии и функциях центральной нервной системы одомашненных животных. В этой части нет никаких аргументов, чтобы говорить о дегенеративных изменениях у животных в связи с их одомашниванием. Скорее наоборот. Продолжительный контакт с человеком стимулировал развитие психики животных. Так, домашняя собака при интродукции в природную среду оказывается более приспособленной по сравнению с ее дикими предками. Достаточно упомянуть о собаке динго или гибридах волка и домашней собаки. И первые, и вторые осваивают новые экологические и пищевые ниши, обладают скороспелостью и более высокой плодовитостью по сравнению с дикими предками.

Специальные опыты показывают, что присутствие человека стимулирует развитие психики у таких животных, как белки, североамериканский койот, енот-полоскун и лисы. Эти животные вторглись в среду обитания человека. Они нашли новую нишу для себя — городские парки, скверы, свалки.

Доместификацию с некоторой осторожностью придется воспринять и как фактор видообразования, так как одомашнивание затрагивает не только поведение, физиологию, морфологию, но и генетику животных.

АКТИВИЗАЦИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТЕРЕОТИПОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ДОМЕСТИФИКАЦИИ

У животных домашних популяций наряду с утратой некоторых поведенческих адаптаций сформировались новые проявления поведения, не свойственные их диким предкам. Очевидно, что эти этологические новоприобретения возникли в ответ на новые условия жизни животных.

Половое поведение и репродукция. Человек создает для одомашненных животных условия, которые стимулируют многие вегетативные функции. Обильное питание, увеличение времени отдыха и сна, защита от непогоды, отсутствие хищников — все это отражается на развитии организма и его функциях в целом. Опорно-двигательный аппарат, эндокринная система, половые органы завершают свое развитие у животных домашних популяций раньше, чем у животных в дикой природе. У самок в более раннем возрасте наступает половое созревание и проявляются половые циклы.

В процессе одомашнивания функция воспроизводства претерпевает существенные изменения, поскольку человек отбирает и искусственно закрепляет у животных такие качества, как скороспелость и плодовитость. Он заинтересован в этих качествах животных, которые служат основой для получения от них мяса, молока, яиц и другой продукции. На фоне диких предков половое поведение домашних животных выглядит гипертрофированным. В этом убеждают наблюдения за одомашненными и дикими мышами, крысами, кошками, собаками и даже беспозвоночными (черви, моллюски, ракообразные, насекомые).

Самки домашней собаки достигают половой зрелости значительно раньше, чем самки волка. Первая течка у сук большинства пород появляется в возрасте 9–12 месяцев. Первый половой цикл у волчиц активизируется не раньше, чем в двухлетнем возрасте. 40-летний опыт приручения лис показал, что у самок в неволе течка начинает проявляться дважды в год в период с апреля по май и с ноября по декабрь. В природе самки лис приходят в охоту только один раз в году — в феврале.

Полицикличность самок возникла в процессе одомашнивания. В этом убеждает сопоставление домашних и диких животных. У диких предков домашней собаки, кошки, индейки, кур, ряда рыб существует половой сезон. В определенный период года происходит усиление половой активности, которая за рамками этого периода подавляется. Однако течка у сук бывает дважды в году, причем она не приурочивается к какому-то определенному сезону. В стае волков в состояние половой охоты приходит лишь одна доминантная самка с интервалом в один год или даже несколько лет.

Домашняя кошка превратилась в полицикличное животное. В случае неплодотворного осеменения повторная овуляция у нее наступает с коротким интервалом в 3–4 недели, а не через год, как у диких предков.

Доместификация вызвала изменения во внутригрупповых сексуальных отношениях. Дикий волк — животное моногамное. Самец и самка образуют родительские пары на долгие годы. Домашние собаки приобрели полигамию. Сука в состоянии половой охоты вступает в половые контакты с несколькими самцами. У волка половое поведение инициируется самкой, а у домашней собаки — самцом.

Наблюдения показали, что при содержании диких крыс в неволе на протяжении нескольких поколений у самок беременность наступает на 14 дней раньше, чем у крыс первого поколения. У молодых самцов домашних линий половая активность наступает на 7–10 дней раньше, чем у диких самцов первого поколения одомашнивания. Однако по срокам начала сперматогенеза одомашненные и дикие самцы крыс не различаются. Вероятно, на воле раннюю половую активность молодых самцов подавляет присутствие более зрелых особей.

Процесс доместификации ускоряет половое созревание и у птиц. Содержание дикого японского перепела в клетках на протяжении трех поколений вызвало достоверное сокращение сроков полового созревания самок. В первом поколении яйцекладка у самок перепела начиналась в возрасте 110 дней. Второе и третье поколение самок перепела откладывали первое яйцо в возрасте 81–82 дней. Одомашненные самки японского перепела начинали яйцекладку в 50-дневном возрасте.

В домашних условиях период половой активности существенно увеличивается в результате хороших условий содержания животных и под влиянием целенаправленной деятельности человека. Так, период половой активности у домашних кур растягивается на 9–10 месяцев. Яйцекладка имеет равномерный на протяжении года характер. У диких предков домашних кур половая активность и яйцекладка ограничена весенне-летним периодом.

Пекинские утки (A. platyrhynchos) в домашних условиях проявляют половую активность на протяжении полугода и более. Дикие популяции этого вида размножаются только в весенние месяцы. Сперматогенез самцов этих птиц в дикой природе ограничивается периодом с марта по июнь. У селезней одомашненных популяций сперматогенез осуществляется круглогодично с соответствующим стереотипом поведения.

Универсальный характер изменений полового поведения животных в неволе доказывают и наблюдения за рыбой. У карпа половое созревание наступает на 2–3 года раньше, чем у его дикой формы са-

зана. Общая плодовитость карпа превышает таковую сазана.

Даже дикие животные при содержании в неволе изменяют свое половое поведение. Так, у самок благородного оленя в искусственных условиях половое созревание наступает на год раньше, чем на воле (H. Hemmer, 1988). Пресноводные креветки в искусственных условиях откладывают икру 5 раз за полгода. В естественной среде они нерестятся не более 3 раз за год (S. Cavalli et al., 2001).

Вокализация. Сравнение поведения домашних животных с поведением их диких прародителей убеждает в том, что процесс доместификации стимулировал развитие вокализации у животных. В целом, все домашние животные активно используют голосовую сигнализацию как для внутривидовой, так и для межвидовой коммуникации.

Собаки применяют голосовую сигнализацию чаще, чем их дикие предки. Волк, как в неволе, так и в естественной среде обитания, довольно редко применяет вокализацию. Причем характер вокализации волка и собаки различается существенно. Если у волка чаще слышится вой и скуление, то у собаки основным видом голосовой сигнализации служит лай. У волка на лай приходится только около 2% из общей суммы голосовых сигналов Лай волка имеет особый характер. Его составляют низкочастотные колебания, он однообразен и менее информативен. Лай собаки занимает как низкочастотный, так и среднечастотный, и высокочастотный диапазоны. Широкий частотный и амплитудный характер лая собаки придает этому виду коммуникаций больший информативный смысл.

У волка и собаки лай выполняет разные задачи и обслуживает разные потребности. В процессе одомашнивания собака расширила звуковой диапазон лая для общения с соплеменниками, а также для общения с человеком. При помощи лая собака привлекает к себе внимание, выпрашивает еду, сообщает человеку о своих намерениях выйти или войти в помещение, информирует о приближении посторонних. Лай собаки является выражением ряда эмоций. Волк в аналогичных ситуациях предпочитает молчать.

У некоторых собак можно наблюдать внешне беспричинный продолжительный лай. Автор неоднократно был свидетелем явления, когда деревенские и безнадзорные городские собаки большую часть светлого времени суток спали, а все темное время (около 8 часов) беспрестанно монотонно лаяли, глядя на Луну. Вокализация в этих ситуациях не была связана с какой-то витальной потребностью животных: они были физически здоровы, сыты, не имели ограничений для свободного перемещения. Вероятно, подобного рода вокализация домашней собаки отражает эмоциональное состояние животного (скучно!) или служит средством дистантной коммуникации с другими собаками, аналогично продолжительному вою волка.

При выведении собак охотничьих пород лай закреплялся как полезный признак. Гончие, лайки с лаем преследуют или обозначают место, где прячется дичь.

Распространено мнение, что чрезмерный внешне беспричинный лай собак есть своеобразное проявление «педоморфизма», или собачьего инфантилизма. До определенного возраста молодняк всех видов псовых свои активные действия сопровождает разного рода вокализацией, включая лай. У диких животных по мере взросления щенков продолжительность времени, которое они отводят на звуковую сигнализацию, сокращается. Уже в игровой период вокализация у псовых теряет свою этологическую значимость, а то и становится вредной. При тренировке охотничьих навыков (и тем более на охоте в реальных условиях) вокализация у хищника демаскирует охотника и резко снижает результативность добычи пищи. Взрослые резко пресекают ненужную вокализацию молодняка. Таким образом, *в дикой природе*

избыточная вокализация бесполезна или вредна и выбраковывается естественным отбором.

У домашней собаки ситуация иная. Вокализация в раннем онтогенезе вовсе не бесполезна. Редкий хозяин может спокойно переносить щенячий лай, писк или скуление. Эти звуки у человека вызывают неприятные ощущения, тоску, жалость. Не желая того, хозяин щенка закрепляет склонность своего воспитанника к избыточной вокализации.

Когда щенок начинает голосом выпрашивать пищу, человек идет ему навстречу. Когда щенок голосом требует, чтобы его впустили с улицы в дом, он получает то, что хочет. Хозяину жалко малыша. Многие собаки просят, чтобы их взяли на руки. Таким образом, избыточная вокализация у щенка получает положительное подкрепление.

Кроме лая, у домашней собаки распространен и другой вид вокализации — *скуление*. У диких предков собаки скуление — это атрибут поведения щенков раннего постнатального периода развития. Сигнальное значение скуления заключается в выражении состояния дискомфорта (боль, голод, жажда, скука). Скуление имеет и сугубо социальное значение. Вероятно, звуки скулящего молодняка неприятны и для родителей. Скуление воспринимается взрослыми как сигнал тревоги. Скуление щенков служит результативным приемом для выпрашивания у старших еды и для привлечения к себе внимания соплеменников.

У домашней собаки скуление молодняка никем не пресекается. Поэтому данный вид вокализации переходит из раннего постнатального периода в более зрелый возраст. Взрослые собаки широко применяют скуление для общения с человеком: привлекают к себе внимание, выпрашивают корм, требуют свободы.

У домашней собаки встречается и вой. Однако частота, с которой собака использует этот вид вокализации, низкая. Собаки редко прибегают к вою. Очевидно, что этот вид вокализации достался домашней собаке от волка. Этологическое предназначение воя у волка до конца не ясно. Затруднительно дать однозначную оценку воя и у домашней собаки. Наблюдения свидетельствуют, что к вою собаки прибегают при изоляции, в состоянии скуки. Не исключено, что вой используется для привлечения к себе внимания людей и соплеменников.

В целом избыточную с точки зрения диких предков вокализацию домашней собаки следует воспринимать как проявление инфантилизма, который является побочным эффектом процесса доместификации данного вида.

Процесс вокализации активизируется не только у домашней собаки. Подмечено, что домашние морские свинки чаще производят звуки, чем их неодомашненные (дикие) соплеменники. Они издают специфический свист-визг во многих ситуациях, в которых их дикие сородичи молчат и даже затаиваются. Домашние морские свинки начинают усиленно вокализировать при приближении к клетке человека. Раздача корма, чистка клеток, ветеринарные обработки морских свинок сопровождаются громким и продолжительным свистом и визгом животных. В дикой природе эти звуки нецелесообразны: они демаскируют животных, привлекают внимание потенциального врага.

Вокализация домашней свиньи, совершенно определенно, являет собой также доместификационное приобретение. Свиньи сопровождают голосовой вокализацией все свои эмоции: дискомфортное состояние в целом, удовольствие, боль, голод, жажду, ярость, половое наслаждение, радость. В арсенале свиньи присутствуют звуки с различной амплитудно-частотной характеристикой, которые принято называть хрюканьем и визгом. Состояние дискомфорта свинья сопровождает резкими высокочастотными звуками, неприятными для человеческого уха, — *визгом*.

Положительные эмоции свинья сопровождает звуками другого свойства. Это средне- и низкочастотные грассирующие звуки особого тембра — *хрюканье*. Низкочастотное спокойное похрюкивание удовольствия свиньи производят при удовлетворении голода, при почесывании брюха. Хрюканье от удовольствия можно услышать от хряка, совершающего затяжной половой акт.

У домашней свиньи в арсенале звуковых сигналов имеется и хрюканье другого рода, которое выражает неудовольствие, тревогу, предупреждение о приближении опасности.

В поведении диких свиней мы не находим такой развитой вокализации, как у домашних свиней, поскольку в дикой природе она биологически нецелесообразна и даже вредна. В лесу кабаны передвигаются бесшумно и не выдают своего присутствия голосовыми сигналами. Этого правила безмолвия придерживаются как взрослые животные, так и поросята.

Развитую вокализацию демонстрируют и одомашненные птицы (за редким исключением). Так, петухи всех пород *кукарекают* и днем, и ночью, что явно не пошло бы им на пользу в дикой природе. Свои вокальные способности петухи развили только благодаря тому, что находились под постоянной охраной человека. Даже будучи в постройках (курятниках) домашние куры привлекают к себе внимание хищников — лисиц, куниц, хорей, которые в деревнях устраивают погромы.

В ряде случаев человек вел селекцию петухов по вокальным способностям. В результате современные представители русской юрловской голосистой породы и немецкой Bergische Kraher обладают просто уникальными голосовыми данными. У отдельных представителей этих пород домашних кур петухи имеют «песню» продолжительностью свыше 30 секунд с необычайно большим звуковым давлением.

Одомашнивание привело к развитию вокализации и у других видов птицы. Так, избыточную вокализацию проявляют домашние утки. Их голосовая сигнализация отличается широким диапазоном звукового давления и видотипичным тембром — *кряканьем*. Вокализация голодных уток достигает предела терпимости человека. Их дикий предок — кряква — в природе птица тихая и осторожная.

Домашние гуси также активно пользуются звуковым каналом общения как друг с другом, так и с представителями других видов. Арсенал издаваемых ими звуков довольно широк. Эта птица при общении варьирует тембр, частотный диапазон, а также уровень звукового давления. Гуси обладают громким голосом, что дает им возможность предупреждать соплеменников о возможной опасности, находясь на большом удалении друг от друга. Кроме того, гуси активно используют звуковые сигналы во внутрисемейных отношениях. Скажем, гусыня с гусятами постоянно пользуется звуками двух видов в воспитательных целях: гоготанием и шипением. Тревогу и опасность она выражает резким отрывистым гоготанием. Предупреждение о недопустимости приближения к гусятам мать выражает специфической позой и грозным шипением. Радость встречи и удовольствие гуси выражают гоготанием особого рода.

Птица с меньшим уровнем одомашненности — индейка — демонстрирует и более низкий уровень вокализации. Однако и эти птицы начинают истошно *квохтать* в голодном состоянии, т. е. используют голосовую сигнализацию для выпрашивания корма у человека. Тем не менее избыточной «говорливостью» обладают лишь индюшата. У взрослых индеек вокализация проявляется при агрессивных действиях и при появлении опасности. Однако индюшка с индюшатами раннего возраста предпочитает затаиваться в опасных ситуациях.

Еще менее одомашненная птица — цесарка — значительно реже демонстрируют свой голос даже по сравнению

с индейками, что лишь подчеркивает определяющую роль доместификации в развитии вокализации у животных.

Копытные домашние животные в разной мере развили свои вокальные способности под влиянием процесса доместификации. Так, лошади сообщают окружающим о своих намерениях и эмоциях при помощи *ржания* и *фырчания*. У овец голосовое сопровождение имеет только эмоция голода. Козы обладают более сложной психикой, они более эмоциональны. Поэтому набор звуковых сигналов (*блеяние*) у коз несколько шире, и пользуются им они чаще, чем овцы. Крупный рогатый скот также развил свои звуковые сигналы в процессе одомашнивания. Коровы незамедлительно сообщают о нарушениях устоявшегося режима *мычанием*. Это происходит при задержке кормления, доения, заболевании животного, а также в случае изменения графика прогулок. У крупного рогатого скота вокализация сложилась исключительно как адаптация к жизни в искусственных условиях. Предок современных пород крупного рогатого скота — европейский тур — отличался диким нравом и молчаливостью.

Скорость роста животных в неволе. Хорошее питание и ограничение подвижности животных в неволе создают объективные предпосылки для более полного использования энергии и пластического материала рациона на построение тела. В неволе у молодых животных нарастание живой массы опережает развитие скелета. Непропорциональное развитие мышц и костей приводит к нарушению локомоций. Например, цыплята-бройлеры в возрасте 1,5–2,0 месяцев имеют живую массу, которая в несколько раз превышает живую массу взрослых особей их диких предков. Поэтому к концу срока выращивания цыплята не в состоянии нормально передвигаться. Они, как принято говорить, «садятся на ноги».

Проблемы с конечностями возникают и у других видов животных в неволе. При искусственном выращивании птенцы американского журавля (G. americana) имеют ежедневные приросты живой массы на 20% больше, чем в природе. Костяк птенцов не выдерживает большую массу их тела. Поэтому журавлята передвигаются с большим трудом. А их интродукция в дикую природу превращается в большую проблему.

Высокие темпы прироста живой массы наблюдают и рыбоводы при выращивании гибридных форм лососей, осетров, карпа. Большая мышечная масса, которой рыба в искусственных условиях достигает в раннем возрасте, делает ее абсолютно не приспособленной к жизни на воле в естественных водоемах.

С другой стороны, в условиях неволи раннее половое созревание и активизация полового поведения тормозят рост опорно-двигательного аппарата. В животноводстве для предотвращения этого явления, негативного для производителя товарной продукции, применяют кастрацию. У кастратов более высокие темпы прироста живой массы, более эффективное использование корма, они проявляют меньшую агрессивность по сравнению с быками, жеребцами, хряками. От кастратов получают более качественное мясо: более нежное на вкус и имеющее лучшую структуру.

В случае реинтродукции молодняка диких животных, выращиваемых в искусственных условиях, перед их выпуском на волю у животных корректируют живую массу ограничением кормления и физическими нагрузками.

Неволя приводит к акселерации поведения животных. Онтогеническое развитие морфофункциональной и психической основы организма при жизни животного в природе сбалансированы. И если какая-то функция получает преимущественное развитие (например, половая), то другие системы организма наверняка остаются некоторое время недоразвитыми.

Акселерация поведения в искусственных условиях прежде всего происходит у

незрелорождаемых видов. У черно-бурых лисиц на зверофермах отмечается увеличение продолжительности периода социализации молодняка. Так называемое «окно социализации» у одомашненных животных активизируется на 1–2 дня раньше, чем у представителей диких популяций лис. У лисят от диких родителей глаза открываются на 18-й день, реакции на звук появляются на 16-й день жизни, а реакция страха проявляется в возрасте 12 недель. У лисят от родителей, предки которых на протяжении многих поколений разводились в неволе, глаза открываются на 17-й день, реакция на звук проявляется на 14-й день, а реакции страха фиксируются уже в 6–7-недельном возрасте (D. Trut, 1999).

Норные животные, а также животные, использующие в естественной среде укрытия, при выращивании в клетках и вольерах развиваются быстрее и раньше начинают демонстрировать стереотипы поведения, свойственные животным старшего возраста. При интродукции в природный биоценоз такие животные испытывают трудности общения со своими сверстниками из природных популяций. Они пытаются установить контакт со сверстниками, используя непонятный для молодняка язык.

В качестве средства профилактики конфликтов на основе социальной неадекватности специалисты приближают лабораторные технологии выращивания диких животных к естественным условиям. Например, при разведении в клетках и вольерах монгольской песчанки специалисты контролируют продолжительность светового дня, приближая его к естественному освещению в их природной среде обитания. При разведении в неволе представителей семейства куньих в клетках устанавливают убежища для животных. При искусственном разведении рысей в вольерах размещают специальные домики, а также устанавливают бревна вертикальной и наклонной ориентации. Обогащение среды обитания животных в клетках и вольерах положительно отражается на формировании сенсорных систем, способствует развитию у животных стереотипов поведения, облегчающих реинтродукцию.

ИНФАНТИЛИЗМ ОДОМАШНЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Исследователи поведения животных подметили, что у взрослых одомашненных животных сохраняются поведенческие реакции, которые в диких популяциях характерны только для животных раннего постнатального периода развития. Этот вывод сделан на основе наблюдения за поведением многих видов как млекопитающих, так и птиц. Другими словами, доместификация приводит к *инфантилизации* животных[100]. Инфантилизм может затрагивать как онтогенетическое развитие в целом, так и формирование психики животных на отдельных этапах онтогенеза.

Морфологи указывают, что некоторые черты молодняка волка (укороченная щенячья морда) закрепились генетически у домашних собак ряда пород. В процессе создания породы селекционеры целенаправленно закрепляли недоразвитие опорно-двигательного аппарата молодняка. Щенячья внешность характерна для взрослых представителей современных мелких пород домашней собаки (бишон, шпиц, карликовый пинчер, цвергшнауцер). Предполагается, что опережающий рост живой массы щенков раннего периода (за первую неделю жизни происходит удвоение живой массы щенка) служит причиной преждевременного прекращения развития отдельных частей тела собаки.

Что же касается проявлений инфантилизма в поведении домашних животных, то они также сформировались в результате искусственного отбора в процессе создания пород. Человек умышленно вел отбор животных по этому критерию, чтобы иметь

[100] Для обозначения данного явления в специальной литературе используется и другая терминология — «педоморфизм», «неотения».

рядом с собой животных, менее агрессивных и более склонных к общению с человеком. В ранний постнатальный период детеныши диких животных (львята, медвежата, лосята, бельчата, галчата и др.) активно идут на контакт с представителями не своего вида, включая человека. Это качество молодых животных человеком поощрялось и закреплялось в процессе одомашнивания. Педоморфизм поведения поддерживается и современными селекционерами, поскольку данный признак домашних животных облегчает человеку управление ими. Так, на крупных международных выставках животных даже фенотипически выдающиеся представители породы наказываются штрафными баллами. Следовательно, дружелюбно настроенные (инфантильные) особи имеют больше шансов быть использованными в племенной работе с породой. Такой подход оправдывается тем, что в условиях, когда человек обеспечивает животных всем необходимым (корм, вода, микроклимат, половые партнеры, защита от врагов и болезней), агрессивность как инструмент защиты от врагов, конкурентов и ранжирования в ассоциациях становится вредным явлением.

Высказывается и иная точка зрения на причины инфантилизма в поведении домашних животных. *Педоморфизм — это результат влияния среды в процессе онтогенеза.* Важнейшим элементом среды выступает человек. Ювенильные формы поведения животных всегда находят сочувствие и поддержку со стороны человека. Мало кто отказывает себе в удовольствии поиграть со своим щенком, козленком или котенком. Человек затевает игры и со взрослыми животными, используя этот прием в качестве положительного подкрепления востребованного поведения, для переключения внимания животного, для разрядки после психологического перенапряжения. При частом и постоянном поощрении ювенального поведения в форме игры происходит торможение развития стереотипов поведения взрослых животных.

Другая причина закрепления инфантильности заключена в следующем. В природе многие стереотипы взрослого поведения молодняк получает от родителей и старших соплеменников. При изолированном выращивании молодняк лишается возможности научиться взрослому поведению. Стереотипы взрослого поведения взрослых животных не замещают стереотипов детского поведения.

Развитию инфантилизма способствует и раздельнополое содержание животных. Многочисленные эксперименты на разных видах животных показали, что раздельное содержание самцов и самок в ранний постнатальный и игровой период приводит к необратимым нарушениям поведения и общей инфантилизации обезьян, собак, коз, многих видов птиц. У ряда видов животных способность различать половую принадлежность, распознавать врагов формируется под влиянием матери и сверстников. Поэтому ранний отъем детеныша от матери и изоляция от сверстников становится причиной инфантильного поведения животного в более зрелом возрасте.

Изолированное выращивание отражается на развитии агонистического поведения животных. Нарушаются способности животного к оборонительным действиям, подчинению доминирующим особям, а также нарушается адекватность агрессивных действий. Наблюдения за щенками волка ювенильного возраста свидетельствуют о том, что волчата затрачивают много времени не только на тренировку приемов нападения и охоты. В этот период они научаются и подчинению более сильному товарищу. Все это вместе позволяет щенку занять в структуре стаи именно то иерархическое положение, которое соответствует его физическим и психическим качествам. Выращенный в изоляции щенок при интродукции в стаю будет вести себя неадекватно.

Педоморфизм поведения домашней собаки выражен у представителей разных пород в разной мере. Так, собаки пастушечьих пород (овчарки) демонстрируют стереотипы поведения хищника, но воздерживаются от нападения на овец, коз, коров с целью нанесения животным травм. Их работа со стадом — это чистой воды щенячья игра. Особенно ярко выражен этот признак инфантилизма у собак породы колли и шелти. Современные представители этих пород неагрессивны и не способны нанести животным каких бы то ни было повреждений.

Породы, создававшиеся больше для охраны стада от нападения хищников (кавказская овчарка, среднеазиатская овчарка, южнорусская овчарка) менее склонны к инфантильному поведению. Однако и у них есть проявления инфантилизма — игровое поведение взрослых. Сравнение поведения собак и их диких предков (волки, койоты, шакалы) свидетельствует о том, что домашние собаки любой породы уделяют игровому поведению больше времени в любом возрасте.

Педоморфизм поведения других видов животных имеет свои проявления и причины. Животные мясных пород крупного рогатого скота, большинство товарного поголовья свиней, птицы и рыбы имеют короткий период жизни. Животные идут на убой при достижении определенной живой массы в раннем возрасте. У представителей специализированных пород мышечная масса формируется раньше, чем завершается развитие других физиологических систем, включая центральную нервную систему. Естественно, что к возрасту убоя животные пребывают в состоянии инфантилизма. За свою короткую жизнь откормочные животные не успевают сформировать психику взрослого животного. Поэтому в определенных случаях инфантилизм домашних животных, их поведение являются нормальной возрастной особенностью, не навязанной процессом одомашнивания.

ИЗМЕНЕНИЯ В АГОНИСТИЧЕСКОМ ПОВЕДЕНИИ

Изучение поведения диких животных в неволе дает основания для заключения о влиянии процесса приручения на проявление агонистического поведения (агрессия, пассивно-оборонительные действия, защита потомства, драки самцов). В этом отношении наиболее очевидно влияние двух факторов: условий содержания и личного опыта социального поведения.

Пойманные на воле и подсаженные к представителям одомашненной популяции лемминги занимали в смешанной группе доминирующее положение. O. Price (2002) исследовал в лабораторных условиях агрессивное поведение диких и одомашненных серых крыс. Некоторые из полученных результатов представлены в таблице 35.

В данном исследовании дикие крысы подвергались приручению в течение 3,5 месяцев. Далее на протяжении 1 месяца животных адаптировали к экспериментальной камере. Дикие крысы вели себя более агрессивно по отношению к новичкам, которых им подсаживали в экспериментальную камеру из числа лабораторных особей. Автор считает, что в условиях данного эксперимента большее влияние на поведение животных оказывал личный опыт социальных отношений. Свободно живущие пасюки в процессе раннего онтогенеза научаются за счет агрессивных действий отстаивать свою территорию и свое иерархическое положение. У крыс

Таблица 35

Агрессивное поведение диких и одомашненных серых крыс

Алгоритмы поведения (n = 16)	Дикие крысы, n/%	Лабораторная популяция, n/%
Демонстративная угроза	11/69%	2/12%
Наступательные действия	11/69%	3/25%
Физический контакт (драка)	9/56%	4/25%

лабораторных популяций, которых на протяжении нескольких поколений содержали родственными группами в клетках, функция защиты территории оставалась не востребованной.

Характер агонистических действий диких и одомашненных пасюков по отношению к новичку различается существенно. Дикие крысы демонстрируют ярко выраженную агрессию с жестоким завершением. Любой незнакомый предмет, смена рациона вызывают у диких крыс настороженность и страх, переходящий в агрессивные действия.

Крысы лабораторной популяции активно реагируют на появление в их клетке новичка, но их действия имеют другой характер. Их поведение представляет собой компромисс агрессии, исследовательской и игровой активности. Они меньше кусали новичка (а если и кусали, то без повреждения тела) и больше толкали. Появление в клетке лабораторных пасюков новых незнакомых предметов сопровождалось усилением исследовательского поведения или формированием эмоции страха.

Поскольку в клетке дикие крысы лишены возможности использовать бегство для уклонения от опасности, то они переходят к активным оборонительным действиям. У лабораторных крыс перечень внешних негативных раздражителей ограничен на протяжении всей жизни. Не имея опыта реализации агрессивного поведения в раннем онтогенезе, взрослые крысы на предъявление незнакомого предмета реагируют активизацией исследовательского поведения или просто испугом.

В другом опыте 12 одновозрастных пасюков из свободноживущей дикой популяции ($n = 4$), одомашненной популяции ($n = 4$) и их гибридов ($n = 4$) ссаживали в большой манеж ($7{,}6 \times 3{,}6 \times 2{,}7$ м) и на протяжении 2 недель изучали поведение крыс в смешанной группе.

Наиболее выраженные этологические отличия диких и одомашненных животных заключались в том, что лабораторные крысы быстро и без агрессии входили в контакт с другими животными, оказавшимися в манеже. Их физический контакт с незнакомцами больше напоминал толкание и ритуальные укусы (без повреждения).

Дикие крысы вели себя более настороженно; они предпочитали держаться изолированно от незнакомых особей. Их физические контакты с незнакомыми животными переходили в яростную драку или паническое бегство.

В конце концов в группе сложились неожиданные иерархические отношения. Дикие крысы оказались в роли субдоминантов по отношению к животным из лабораторных популяций. Постоянная настороженность и страх перед всем новым и незнакомым привели к тому, что, несмотря на большие физические возможности диких крыс побеждать в драках, они проиграли конкурентные отношения. Лабораторные крысы первыми подходили к новым предметам, включая и новые кормовые средства, первыми начинали потреблять корм и больше его поедали.

Дикие крысы в условиях данного эксперимента выигрывали спонтанные стычки в 25% случаев, гибриды — половину стычек, а домашние крысы доминировали в 80 случаях из 100. В условиях выраженной конкуренции (борьба за кусок яблока) лабораторные пасюки выходили победителями в 62 случаях из 100, гибриды — в 43 случаях, а дикие пасюки — лишь в 34 случаях. Причем после поражения дикие крысы долго оставались в подавленном состоянии, демонстрируя чрезмерную эмоциональную неустойчивость и плохую переносимость неволи. У крыс домашних популяций поражение не вызывало депрессивных состояний. Они быстро восстанавливались и с прежней энергией вступали в новые контакты с соплеменниками.

Интродукция крыс лабораторных популяций в среду обитания диких соплеменников также приводит к изменению агонистических проявлений. У интроду-

цированных животных повышается общий уровень агрессии, активизируется оборонительное поведение.

Наблюдения за животными других видов (мыши, морские свинки, птицы) подтверждают выводы, сделанные в экспериментах на крысах. Процесс одомашнивания снижает уровень агрессивности, подавляет оборонительные реакции и повышает социальную контактность животных. В группе одомашненных мышей субдоминанты чаще инициируют контакты с доминирующими особями. Одомашненные морские свинки также имеют больше контактов с членами группы, чем их дикие сородичи. В случае инициирования контакта со стороны субдоминанта у домашних морских свинок доминантная особь обозначает свое более высокое ранговое положение вокализацией (свистом). В группе диких животных субдоминант доказывает свое иерархическое превосходство агрессивными действиями, что неизбежно подавляет контактность животных в группе. Домашние морские свинки менее эмоциональны, чем их дикие соплеменники. Это подтверждено и реакцией симпатоадреналовой системы на раздражители.

Анализ эмоциональной реактивности одомашненных животных дает основания для общего вывода о том, что *доместификация повышает стресс-устойчивость животных.* Домашние животные в сравнении со своими дикими предками выглядят менее пугливыми. Пониженная реактивность распространяется как на физические факторы среды, так и на факторы социальной природы. Данная поведенческая адаптация развивается у домашних животных вследствие трех причин:

1) обедненная среда обитания (имеются в виду природно-климатические факторы);

2) сокращение «личного пространства» и постоянного внедрения на это пространство соплеменников, представителей других видов животных и человека;

3) постоянный контакт с человеком.

Повышенная стресс-устойчивость одомашненных животных способствует повышению продуктивности, усиливает репродуктивную функцию, облегчает работу человека по уходу за животными. В свою очередь, частое вынужденное общение одомашненных животных с человеком снижает у них эмоциональную реактивность по отношению ко всему новому и незнакомому.



ГЛАВА 23

ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННОЙ СРЕДЫ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Человек старается максимально сократить непродуктивные расходы энергии и питательных веществ домашними животными. Он изолирует животных от контактов с неблагоприятными природно-климатическими факторами, от хищников и возможных источников заболеваний. Животные реагируют на столь радикальное изменение среды обитания прежде всего изменением поведения.

23.1. ИЗМЕНЕНИЕ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Степень неволи животного может быть различной: от лабораторной клетки до природных резерваций в несколько квадратных километров. В условиях неограниченной свободы животные затрачивают много энергии на локомоции в связи с поиском пищи, воды, уклонением от опасности и пр. Рацион животных в природе может сильно отличаться ото дня ко дню как количественно, так и качественно. На воле животное имеет возможность выбирать кормовые средства.

Домашние животные находятся в полной зависимости от человека в части обеспеченности кормами. В неволе животные получают корма, количество и качество которых задает человек. Искусственный рацион домашних животных достаточно однообразен и не меняется на протяжении многих поколений. Такая ситуация приводит к изменению пищевого поведения домашних животных. В пищевых предпочтениях животных вообще и у домашних животных в частности большую роль играет ранний опыт.

На лабораторных животных показано, что уже *в раннем постнатальном периоде происходит формирование пищевых предпочтений животных*. Если взрослым животным предложить незнакомые кормовые средства более высокого качества вместе с кормами, знакомыми, но с более низкой питательной ценностью, предпочтение отдается последним.

Еще И. П. Павлов подметил эту черту домашних животных. Он разработал методику, которая получила название «сюрпризной пробы». Суть методики заключалась в следующем. Собаку с раннего возраста приучали к однообразной пище — сухарям. Затем в одно из плановых кормлений собаке предлагали вместо привычных сухарей мясо. Мясо собаке было незнакомо, поэтому голодное животное некоторое время пребывало в замешательстве, не зная, как поступить с этой более питательной и естественной для нее пищей. При одновременном предъявлении собаке сухарей и мяса голодное животное без колебаний поедало привычные для него сухари. Требовалось вре-

мя, чтобы собака попробовала мясо и привыкла к его вкусу.

Пищевую избирательность проявляют все животные без исключения. Однако у домашних животных она выражена резче.

Дикие растительноядные и всеядные животные имеют более широкий спектр пищевых средств из-за постоянного изменения состояния растительного покрова и видового состава кормовых угодий на протяжении года. У хищных видов также имеют место сезонные изменения состава рациона. Из этого следует, что дикие животные плохо переносят однообразие в составе рациона. Однако они так же, как домашние животные, отказываются от незнакомых для них кормов, даже если эти корма имеют высокую питательную ценность.

При содержании диких животных в неестественных для них условиях (ограничение свободы и отсутствие свободного выбора кормовых средств) крайне важно предварительно изучить пищевое поведение и кормовые предпочтения объекта приручения в его естественной среде обитания. Неправильное кормление зачастую становится главной причиной неудачного разведения животных в неволе, например в зоопарках.

В последние годы было предпринято много попыток ввести в аквакультуру новые ценные породы рыб из природных биотопов. Но попытки завершались неудачей главным образом из-за того, что не удалось разработать систему кормления молоди и личинок этих рыб. Например, японцы при одомашнивании камбалы Paralichtys olivaceus столкнулись с тем, что личинка этой рыбы до 10-дневного возраста отказывалась поедать коловраток в присутствии рачка артемии (Artemia sp.). Но начиная с 25-го дня жизни молодь камбалы отдавала предпочтение уже исключительно артемии. Обнаружилось также, что у личинок раннего возраста ключевым раздражителем пищевой активности выступала плотность коловраток в бассейне. Личинки старшего возраста активизировали пищедобывающее поведение независимо от количества присутствующих в бассейне кормовых объектов.

Очень непростое пищевое поведение и, соответственно, высокую избирательность пищевых объектов исследователи обнаружили и у других видов. При адаптации к аквариумным условиям серебряного пинагора (Pampus argenteus) выяснилось, что у этой привлекательной для декоративной аквариумистики рыбки активное пищевое поведение и развитие тела происходит лишь в том случае, когда молодь получает живых коловраток в комбинации с микроскопическими водорослями. Собственно микроводоросли не являются жизненно необходимыми кормовыми средствами для молоди этой рыбы. Однако они снижают интенсивность светового потока у поверхности воды и затормаживают фототаксис коловраток. В результате коловратки более равномерно распределяются в толще воды, что делает их более доступными для малоподвижных личинок пинагора.

Идентичная или даже *более высокая питательность искусственных кормов по сравнению с их естественными аналогами не гарантирует нормального роста и развития диких животных в неволе.* R. L. Sharma и E. N. Chakrabarti (1999) сравнивали интенсивность роста личинок карпа (Cyprinus carpio) в искусственных условиях на планктоне и на искусственном корме, в состав которого входили рыбная мука, дрожжи, минерально-витаминные добавки, пшеничная мука и отруби риса. Через 40 дней живая масса личинок, получавших в качестве корма зоопланктонные организмы, была в 3–5 раз выше.

При выращивании осетровых рыб установлено, что как замороженный планктон, так и планктон воздушной сушки по питательности не уступает живому корму. Тем не менее молодь осетра медленнее растет и хуже развивается именно на

консервированных кормах. При этом отмечается более высокая смертность личинок осетра. Обнаружилось, что живой корм активизирует у личинок пищеварительные процессы — гидролиз нутриентов, всасывание продуктов гидролиза, усиливает перистальтику кишечника. Предполагается, что важное стимулирующее влияние на процессы роста у личинок могут иметь *процессы автолиза*, которые развиваются только в живых организмах и отсутствуют в консервированных любым способом кормах.

В Новой Зеландии ученые пытались одомашнить один из видов палтуса — Colistium nudipinnis. Однако работы с этой ценной рыбой пришлось прекратить из-за того, что не удалось разработать альтернативный искусственный корм для личинок. По аналогичной причине были прекращены работы по одомашниванию и зеленой камбалы Rhombosolea tapirina — очень ценного объекта. Замена естественного дорогого корма на более питательный искусственный рацион сопровождалась 100%-ной гибелью личинок камбалы.

В ряде случаев успех искусственного воспроизводства животных определяется режимом кормления. Результативность выращивания личинок пинагора Cyclopterus lumpus резко повышается, если живой корм задавать рыбе небольшими порциями 2–3 раза в день. Постоянное присутствие в бассейне с личинками зоопланктонных организмов обеспечивает более низкие темпы роста и развития рыбы.

При содержании животных в неволе необходимо определить и оптимальную *физическую форму* искусственных кормов. Так, установлено, что цыплята лучше растут, если получают стартовый комбикорм в форме мелких гранул по сравнению с комбикормом того же состава, но в виде влажной мешанки. Потребление гранул сопровождается меньшими энергетическими затратами цыплят при более высокой переваримости белков, жиров и углеводов рациона.

Физическая форма кормовых средств влияет и на поведение жвачных животных. Кормление молочных коров брикетами, приготовленными из смеси цельных растений ячменя и клевера, приводит к изменению поведения животных на фоне коров, получающих цельные растения воздушной сушки или крупную резку растений ячменя и клевера (А. А. Иванов, 1978). У них сокращается время на прием корма, а также сокращается жвачный процесс. В конечном счете, животные больше времени отдыхают. Кормление жвачных животных исключительно гранулированными кормами с размером частиц менее 0,5 см даже при более высокой питательной ценности таких кормов приводит не только к изменению в суточном балансе поведения животных, но и к развитию тяжелых патологических состояний: нарушению руминации и обмена веществ.

У некоторых видов диких животных при содержании в искусственных условиях возникают *проблемы с узнаванием кормовых средств*. Цыплята страуса голодают при наличии перед ними корма, который они не распознают в качестве такового. Ключевыми раздражителями для страусят являются цвет и форма кормовых средств. Девятидневные птенцы страуса в 10 раз чаще клюют тонкие зеленые полоски с белыми включениями по сравнению с полностью белыми полосками. На аналогичные полоски красного, голубого и желтого цвета птенцы вообще не обращают внимания. Белые полоски на зеленых колбасках ассоциируются у страусят с полосками солей мочевой кислоты, которые видны на каловых массах взрослых страусов. Полоски солей мочевой кислоты в данном случае выступают в качестве знакового раздражителя для капрофагии цыплят, за счет которой они формируют симбиотический микробиологический пейзаж своего желудочно-кишечного тракта после выклева из яйца.

У современных представителей домашних животных произошли заметные изме-

нения поведения вследствие скармливания им больших количеств концентрированных кормов. Быстрое поедание высокопитательного корма делает бессмысленным целый ряд локомоций, присутствующих у диких животных: кормодобывающую активность и связанные с ней миграции, продолжительное жевание, запасание корма, защиту корма от посягательств конкурентов и пр. Место этих поведенческих актов заняли другие стереотипы поведения: отдых, сон, игры, половая активность.

Повышение доли клетчатки за счет включения в рацион сена при содержании жирафа (Giraffa camelopardalis) в условиях зоопарка привело к тому, что у животных возросло время жвачки и сократилось время видотипичных оральных движений (движений губ, игровых движений языка, облизывания деревьев и других предметов).

Одомашнивание принесло еще одну серьезную проблему — отказ матерей от своих детенышей после родов. Человек был вынужден в таких ситуациях разрабатывать технологии ручного выкармливания новорожденных. К настоящему времени работники зоопарков накопили богатый опыт в этой части. Однако это вовсе не означает, что проблема ручного выкармливания новорожденных решена полностью. Скажем, детеныши некоторых видов млекопитающих отказываются сосать соску. Повторяющиеся насильственные скармливания молока настолько стрессируют новорожденных, что приводят к их гибели. Исследования показали, что стимулом сосательных движений у некоторых видов млекопитающих периода новорожденности выступает запах материнской слюны или запах его собственной слюны. Смазывание соски слюной матери (или собственной слюной новорожденного) стимулирует сосательную активность детеныша. Незнание подобных видоспецифичных ключевых сигналов ставит под угрозу успешное выращивание новорожденных в отсутствие матери.

Классическим примером успешного решения проблемы ручного выкармливания диких животных служит опыт североамериканских орнитологов, описанный Б. Кеплером (1978). В связи с уничтожением исторических мест обитания североамериканских журавлей Crus Canadensis и Crus Americana численность этих видов птиц катастрофически сократилась. Возникла реальная угроза их исчезновения из природных биотопов. Создание национальных парков и природных резерваций уже не давало положительного результата. Остановить процесс вымирания популяций журавлей могло лишь искусственное воспроизводство птиц. Однако работа по искусственному восстановлению поголовья зашла в тупик из-за того, что после искусственной инкубации яиц и выклева птенцы журавлей не проявляли пищевой активности. Насильственное ручное выкармливание птенцов имело очень низкую результативность: большинство журавлят погибало.

Для птенцов раннего периода были разработаны специальные стартерные комбикорма. Но птенцы не воспринимали комбикорм в качестве кормового средства. Неожиданный результат был получен при выкармливании журавлят вручную смесью стартерного комбикорма и консервированного липкого корма для собак до момента, когда птенцы научились распознавать мешанку в качестве корма. В этих условиях кормовая мешанка прилипала к клюву птенцов, что затрудняло дальнейшее потребление корма, но зато стимулировало у них аппетит и пищевую активность. Птенцы начинали склевывать друг у друга прилипший к клюву липкий собачий корм. Только после этого произошло переключение птенцов на искусственный корм в форме мешанки. Однако произошло это событие не сразу. Длительное время внимание журавлят привлекал лишь прилипший собачий корм. При этом птенцы оставались голодными и плохо росли: химический состав собачьего корма не соответствовал потребностям журавлят.

Незадача с искусственным выкармливанием журавлят заставила исследователей обратить более пристальное внимание на пищевое поведение родителей и вылюнувшихся птенцов в их естественной среде обитания. Было установлено, что родители обучают своих птенцов распознавать корм. Для этого родители берут в клюв небольшие кусочки корма и предлагают птенцам. Голодные птенцы обыкновенно выпрашивают у родителей корм, поклевывая их в основание клюва. Через некоторое время взрослые птицы задерживают продемонстрированный кусочек в своем клюве и погружают его в основную часть заготовленного корма у края гнезда. Птенец, продолжая требовать корм, случайно захватывает некоторое количество корма у края гнезда. Через несколько уроков птенец в состоянии голода переключается с клюва родителя на кормовую массу, которую им приносят в гнездо. После этого птенцы продолжают выпрашивать корм через поклевывание родителей в основание клюва. Однако при наличии в гнезде корма они его жадно поедают без процедуры выпрашивания.

Наблюдения за поведением родителей и птенцов показали, что в первые часы жизни ключевым раздражителем пищевой активности птенцов служит не сама пища, а родительский клюв. Это наблюдение было использовано и для искусственной стимуляции пищевого поведения журавлят в условиях питомника. С этой целью только что выклюнувшимся журавлятам подставляли деревянную палочку длиной 20 см и 12 мм в диаметре. Такой муляж, особенно красного цвета, провоцировал у птенцов клевательные движения. Если перед птенцами помахать такой палочкой, а затем погрузить ее в корм, то птенцы продолжая клевки, рано или поздно случайно захватывали кусочки корма. Требовалось всего несколько подобных уроков, чтобы переключить внимание журавлят на искусственный корм. Все журавлята обучаются самостоятельно клевать искусственный корм за один час тренировок с использованием муляжа, напоминающего клюв взрослого журавля.

Дальнейшая модернизация этой методики позволила вообще отказаться от ручного манипулирования искусственным клювом. Жесткая фиксация муляжа в сосуде с мешанкой или его подвешивание над кормом обеспечивает развитие активного пищевого поведения у журавлят в возрасте 1–3 дней. Логика обучения та же, что и при ручном манипулировании искусственным клювом. Муляж распознается птенцами с первых минут жизни вне скорлупы. Птенцы инстинктивно клюют муляж, случайно погружают свой клюв в корм и вскоре начинают распознавать и активно потреблять искусственный комбикорм.

Работы по приручению диких животных свидетельствуют, что большую помощь животным в реализации их адаптивных возможностей оказывает жестко выдерживаемый *режим кормления.* Приручение диких шимпанзе протекает быстрее и успешнее, когда животных кормят в одно и то же время. Незапланированное внезапное кормление воспринимается обезьянами как дополнительный отрицательный фактор. Для зоопарков режим кормления важен и с другой точки зрения: он сокращает затраты труда обслуживающего персонала, а также представляет возможность посетителям понаблюдать за активными раскованными действиями животных в период кормления. Предсказуемость кормления животных в зоопарке на фоне чувства голода активизирует их поведение, снимает депрессии, что, в конечном счете, повышает их привлекательность для зрителей. Режим кормления помогает животным при групповом содержании оптимизировать их иерархические отношения, понизить агрессивность и травматизм.

Режим кормления имеет не меньшее значение и для домашних животных. В молочном скотоводстве задержка с раздачей

кормов приводит к снижению надоев молока. В яичном птицеводстве нарушение графика кормораздачи задерживает яйцекладку. При групповом содержании свиней бессистемная раздача кормов стимулирует агрессивность у животных, следствием чего выступает травматизм, снижение среднесуточных привесов, перерасход кормов.

С другой стороны, имеется статистика наблюдений, которая указывает на то, что освобождение животных от пищедобывающей активности *увеличивает у них долю свободного времени*. Этот результат не всегда рассматривается как положительное явление. Зачастую свободное время животные занимают драками или избыточной неподвижностью (сон и отдых). Это отрицательно сказывается на общем состоянии животных. Если в условиях ограниченной свободы животные имеют много свободного времени и демонстрируют патологические формы поведения, агрессию, их свободное время, возможно, следует ограничить. С этой целью разрабатывались специальные устройства, которые вынуждали животных совершать дополнительные движения при кормлении.

Для свиней в свое время было предложено изобретение, получившее название «эдинбургского футбола». Гранулированный комбикорм заправляли в металлический круглый резервуар (мяч) с небольшими отверстиями. Для того чтобы из резервуара высыпался корм, его надо перекатывать с места на место. Данный метод кормораздачи заметно увеличивал продолжительность потребления корма свиньями, активизировал их двигательную активность, сокращал период сна и отдыха. Ограничение свободного времени привело и к сокращению агрессивных действий животных.

Похожий кормораздатчик применяется в коневодстве для увеличения продолжительности времени, затрачиваемого лошадьми на пищевое поведение.

Для стимуляции мышечной и психической активности в процессе кормления применяются и другие приемы. Так, классическая скиннеровская камера является не только инструментом научения и выработки условных рефлексов. При решении поставленной задачи животные в камере вынуждены активизировать поисково-исследовательское поведение. Правильное решение подкрепляется дачей порции корма.

Для профилактики гипокинезии и ожирения домашних собак полезно кормить из механических кормушек, которые дозированно выдают сухой гранулированный корм только после нажатия на специальный рычаг или заслонку. O. Price (2002) сообщает, что данный прием кормления существенно изменяет характер поведения собаки. Собаки вынуждены больше двигаться, они меньше надоедают своим хозяевам, поскольку их свободное время сокращается на фоне более полного удовлетворения потребности в движениях.

Искусственная стимуляция пищедобывающей активности в ограниченном пространстве особенно полезна в случае, когда животных невозможно заставить выполнять физические нагрузки. Особые трудности возникают при разведении в неволе хищных животных (пауки, ящерицы, птицы, кошки). Неволя радикально изменяет их образ жизни и ломает алгоритмы охотничьего поведения. В природе охотничье поведение, кроме голода, провоцируется и особыми ключевыми раздражителями, которые в неволе отсутствуют или же подавляются раздражителями другого рода.

Иногда существует необходимость стимулировать активные действия для демонстрации животных зрителям в активном состоянии, в движении (зоопарки, аквапарки). Например, американский черный медведь (Ursus americanus) в зоопарке всегда собирает много зрителей, поскольку имеет привлекательную внешность и может продемонстрировать интересные локомоции. Однако в условиях ограниченного пространства он малоактивен, много

спит. Ученые разработали способ, который повышает активность медведя, улучшает его общее состояние, а потому собирает массы зрителей. Его кормят особым способом: пищу прячут в норы, заваливают бревнами или маскируют камнями. Животные вынуждены много времени уделять поиску пищи, ее извлечению из-под завалов. Данный прием кормления пролонгирует время поисковой активности медведей. Все это происходит на глазах у восторженных зрителей.

G. S. Shepherdson et al. (1993) провели наблюдения за поведением кошки-рыболова (Felis viverrina). В эксперименте животные получали корм (рыбу) из кормушки либо были вынуждены самостоятельно ловить рыбу в пруду. В последнем случае время, затрачиваемое на пищедобывающую активность, возрастало до 40% в бюджете дневного поведения кошек. Время на сон, наоборот, сократилось с 67% до 21%.

Если макакам в подстилку подмешивать зерна злаков, то животные много времени занимаются переборкой подстилки. При этом частота агрессивных действий животных сокращается в 5 раз.

На воле мелкие кошки, например леопардовая кошка (Felis bengalensis), питаются мелкими животными. Суммарное время охоты за день у них достигает значительной величины. В условиях зоопарков организовать охоту животным не представляется возможным. Однако и в условиях ограниченной свободы можно заставить этих кошек двигаться в 3 раза больше по времени. С этой целью суточный рацион животных делят на 4 части и в соответствии с принятым графиком кормления корм прячут в разных участках вольеры под кучами хвороста, листвы или мусора. Такая корморaздача резко повышает поисковую активность кошек. Животные больше двигаются, сокращают время на стереотипические патологические движения (pacing activity). В конечном счете это положительно отражается на внешнем виде животных и привлекает внимание зрительской аудитории. Кошки пребывают в активном состоянии на протяжении всего дня, а не только перед раздачей корма. При этом на 50% сокращается время, которое кошки обыкновенно затрачивают на бесцельное хождение взад-вперед (9% против 18% времени всех активных действий). Действия животных приближены к охотничьему поведению. Подобные изменения в поведении животных этологи называют натурализацией поведения в неволе.

Кормление животных, ведущих групповой образ жизни, имеет свои специфические проблемы. При раздаче кормов первыми питаются доминирующие особи. Субдоминанты получают то, что не съедают высокоранжированные особи группы. В результате доминанты переедают и жиреют, а субдоминанты остаются голодными. Частично проблема решается за счет применения кормушек, поделенных на сектора (рис. 146).

M.-F. Bouisson (1970) продемонстрировал эффективность этого приема на крупном рогатом скоте при парном кормлении животных, занимающих в стаде разное иерархическое положение.

На рис. 146 представлены четыре варианта кормушек. В случае появления у кормушки *а* двух коров с разным уровнем доминирования доминантная особь отгонит от кормушки субдоминантную.

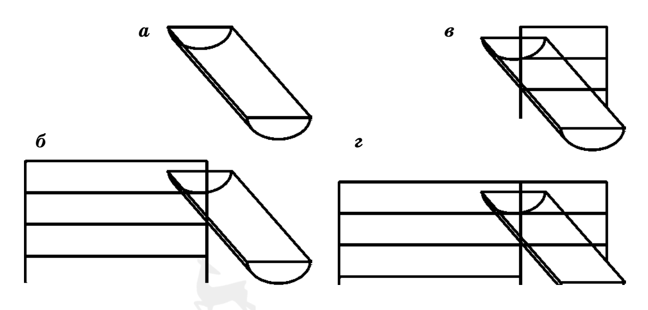


Рис. 146
Кормушка, обеспечивающая доступ к корму для субдоминантных особей крупного рогатого скота

Вариант *б* несколько улучшает ситуацию, но не решает проблемы в целом, поскольку доминантная особь имеет возможность воздействовать на субдоминанта головой и рогами через кормушку. В варианте *в* доминирующая особь будет оттеснять субдоминанта не головой, а телом. И только в варианте *г* происходит полное разделение двух животных с разным уровнем доминирования в стаде.

Использование этой методики на лошадях показало, что лучшие результаты получают, когда кормушки перегораживают не глухой перегородкой, а сеткой. Такой вариант кормления дает возможность субдоминанту видеть доминирующую особь, но не позволяет высокоранжированному животному совершать агрессивные действия по отношению к субдоминанту.

Однако для свиней рекомендуют глухие перегородки.

Следует иметь в виду, что деление кормушки на сектора не дает ожидаемого эффекта при кормлении кур.

Таким образом, очевидно, что пищевое поведение животных в неволе существенно изменяется. В зависимости от решаемых человеком задач технологией кормления можно как ограничивать поведенческую активность животных, так и стимулировать ее.

23.2. ОГРАНИЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОГО ПРОСТРАНСТВА И ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

В естественной среде обитания животные занимают ту территорию, которая обеспечивает их биологические потребности. Достаточное жизненное пространство на воле обеспечивает животным доступность воды и пищи, убежища от непогоды, создает условия для удовлетворения зоосоциальных потребностей.

В неволе жизненное пространство животных резко сокращается по экономическим соображениям. У домашних и плененных диких животных выделяемое им жизненное пространство перестает быть фактором, гарантирующим кормовую базу и возможность самостоятельно уклоняться от опасностей разного рода. Корм, половых партнеров, укрытие, защиту от врагов животным в неволе предоставляет человек. Однако жизненное пространство животных можно ограничивать до определенного предела. Даже при условии плотной опеки со стороны человека у животного остается потребность в «личном пространстве». Оно необходимо для выполнения видотипичных движений, социальных контактов. В продуктивном и декоративном животноводстве обеспечение животных пространством реализуется на основе некоего компромисса между биологической потребностью животного и организационно-экономическими возможностями человека. Пространственные ограничения влияют на многие поведенческие проявления животных в неволе.

ОГРАНИЧЕНИЕ ЛОКОМОЦИЙ

Содержание животных в клетках, вольерах, стойлах, загонах ограничивает возможности животных совершать естественные движения, как в горизонтальном, так и вертикальном направлении.

При содержании в неволе мелких животных недостаток движений снимается за счет беговых барабанов, которыми белки, бурундуки, крысы пользуются охотно. F. Harry et al. (1999), сравнивая поведение лабораторных мышей в клетках двух типов — оборудованных и не оборудованных беговым барабаном, установили, что за счет использования барабана в среднем мышь за сутки покрывает расстояние, равное 1,94 км. Отдельные особи мышей накручивали в барабане расстояние до 4,5 км. В барабане мышь предпринимает попытку удовлетворить свою природную потребность в перемещениях в вертикальной плоскости. В среднем мыши ежедневно использовали барабан по 114 минут.

Интересно, что продолжительный бег в барабане не изменил общего бюджета активного поведения животных в клетке. Опытные и контрольные мыши затрачивали одно и то же время на вертикальные перемещения по стенкам и по крышке клетки. Бег в барабане не повлиял и на время приема корма и воды. Исследователи уверены, что для грызунов беговой барабан представляется более эффективным стимулятором мышечной активности, чем другие известные приспособления типа вертикально-горизонтальных тоннелей.

Ограничение жизненного пространства подавляет ориентировочно-исследовательское поведение животных. Как следствие у животных развивается апатия к окружению или патологические формы поведения. Бег в барабане лишь частично снимает проблему.

По сообщению H. O. Wemelsfelder (1997), дикие пасюки, помещенные в клетку сразу после поимки, очень активно используют беговой барабан. Но через 4 недели пленения они уже меньше времени затрачивают на бег. Ученый предполагает, что использование пасюками барабана следует рассматривать как попытку к бегству из неволи. Четырехнедельное содержание в клетке приводит к развитию габитуации к низкому уровню мышечной активности и привыканию к неволе в целом.

В искусственных условиях критическое значение имеет как количество, так и качество жизненного пространства животных. В ряде случаев пространственные ограничения даже полезны. В свиноводстве применяют родильные клетки для свиноматок, в которых подвижность рожениц сильно ограничена. При этом выход поросят в расчете на 1 свиноматку выше, чем в просторных станках. В тесной клетке свиноматка в меньшей степени травмирует своих поросят. Статистика свидетельствует о том, что в первые три дня жизни причиной 80% гибели поросят является их собственная мать, которая при перемещениях по просторному станку их просто давит, того не замечая. В тесной клетке этого не происходит, поскольку поросята на отдых устраиваются в местах, где свиноматка их не достает.

Однако тесные клетки (стойла) для супоросных свиноматок в другие периоды беременности вредны.

Для некоторых видов животных важно не столько пространство в горизонтальной, сколько в вертикальной плоскости. Наблюдения за орангутангами (Pongo pygmaeus) показали, что эти животные остаются на полу клетки не более 1% суточного бюджета времени. Они отдают предпочтение верхним этажам клетки, где перемещаются в вертикальном направлении по лестницам, канатам, бревнам. На отдых животные также располагаются в верхней части клетки на специальных площадках. В клетках без устройств вертикальной направленности орангутанги чувствуют себя некомфортно.

Y. M. Reinhard (2001) изучал поведение аквариумной формы японского лосося масу (Oncorhyncus masou) и его дикого прародителя. Молодь, полученная от родителей из аквариумной популяции (30 лет разведения в искусственных условиях), предпочитала держаться у поверхности воды. Молодь того же возраста от диких родителей оставалась в придонных слоях воды. В условиях аквариума выгоднее держаться ближе к поверхности, поскольку раздача корма происходит сверху. Тем не менее, молодь от диких родителей после поедания корма с поверхности воды всегда опускалась на дно. В природе этот вид лососей берет корм со дна. Исходя из предпочтений рыб разных популяций ученые предложили для выращивания молоди от диких родителей глубокие бассейны, а для одомашненной формы лососей — бассейны мелкие, т. е. для одних животных требуется пространство в горизонтальной плоскости, а для других необходимо пространство и для вертикальных перемещений.

У некоторых видов животных (грызуны, куньи, кошачьи, свиньи) в неволе раз-

вивается так называемая *стереотипическая активность*. Она проявляется в том, что животное при изоляции в ограниченном пространстве утрачивает интерес ко всему происходящему, практически не реагирует на внешние раздражители и длительное время без остановки совершает однообразные движения по клетке или по территории вольеры. Эти проявления характерны для животных в городских зоопарках. Специалисты рассматривают стереотипическую активность как проявление крайне низкого уровня благополучия животного вследствие развития фрустрации. В данном случае имеется в виду прежде всего неудовлетворенность животного в пространстве и разнообразии окружающей среды.

Однако в последние годы появились свидетельства того, что стереотипическая активность животных может быть оценена как новая адаптация в поведении животных, попавших в неволю. Этот вид активности животных в дикой природе отсутствует. По данным L. L. Jeppesen et al.[101], животные, склонные к стереотипической активности, ведут более подвижный образ жизни, чем их аналоги. У животных со стереотипической активностью ниже уровень кортикостерона в крови, что свидетельствует об их более высокой стрессустойчивости (L. L. Jeppensen et al., 1990; M. Bildsoe et al., 1991). Они имеют меньшую живую массу и более высокую половую активность. В результате самки в неволе проявляют более регулярные эстральные циклы и приносят больше детенышей в помете.

Анализ потомства 495 самок американской норки показал, что стереотипическая активность относится к категории наследуемых этологических признаков. Однако роль матери и роль отца в передаче по наследству этого признака остается невыясненной. Очевидна и роль условий выращивания молодняка в развитии стереотипической активности. Время стереотипической активности в балансе поведения молодняка норок сокращается при отъеме щенков позже 6-месячного возраста, а также при выращивании молодняка парами.

В случае с пушными зверями неясно и другое: нужно ли считать стереотипическую активность норки нежелательным признаком и следует ли вести селекцию животных по этому признаку на зверофермах?

Что же касается зоопарковой культуры, то здесь нет двух мнений. Стереотипическая активность нежелательна. Необходимо вести поиски средств и способов элиминации ее проявления. Она не может компенсировать в полном объеме потребность животных в движениях, которые ограничиваются размерами клетки.

ВЛИЯНИЕ ОГРАНИЧЕНИЯ ЖИЗНЕННОГО ПРОСТРАНСТВА НА СОЦИАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Скученность лишает животных возможности удовлетворять свои зоосоциальные потребности. У мышей из-за отсутствия условий для проявления территориальных претензий в группе устанавливается иерархия на основе возрастающей агрессивности. Отсутствие необходимого пространства лишает субдоминантов возможности отступать. Поэтому субдоминанты вместо отступления прибегают к тактике нападения на доминирующих особей. В складывающейся ситуации все члены группы оказываются избыточно стрессированными и агрессивно настроенными.

При большой скученности в группе сельскохозяйственные животные проявляют низкую продуктивность.

U. J. Hall (2001) изучалось поведение цыплят-бройлеров при плотности посадки 34 и 40 кг/м^2. Наблюдения велись за

[101] *Jeppensen L. L., Heller K. E., Bildsoe M.* Stereotipies in female mink (Mustela vison) may be genetically transmitted and associated with higher fertility due to effects on body weight // Applied Animal Behaviour Science. 2004. No 86. P. 137–143.

384 особями. При более высокой плотности посадки птица меньше времени отдыхала и больше двигалась вследствие беспокойства со стороны соседей. В первую неделю выращивания в этой группе наблюдалась более высокая смертность и заболеваемость птицы. Иерархическое структурирование группы не происходило. В конечном счете, при высокой плотности посадки результативность выращивания птицы и качество мяса оказались ниже, чем при разреженной посадке цыплят.

ИСКУССТВЕННОЕ ОБОГАЩЕНИЕ СРЕДЫ И ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ ОГРАНИЧЕННОГО ПРОСТРАНСТВА

В неволе животные страдают от неудовлетворенности объективно существующей потребности в разнообразии среды обитания. Особенно сильно обедненная среда влияет на поведение животных со сложной психикой. Локомоции цыплят становятся богаче и продолжительнее в случае, когда в их вольеру помещают тюк соломы. У цыплят активизируется исследовательское поведение. Они клюют и раскапывают солому, залезают на тюк или бегают вокруг него. Усиление двигательной активности отмечают и у лабораторных мышей и крыс, если их клетки оборудовать тоннелями и вертикальными шахтами.

У макаки резус игрушки стимулируют исследовательское поведение и общую активность, но ненадолго. Эти животные нуждаются в частой смене предметов в клетке. Однако в целом исследователи поведения приматов отмечают, что у обезьян не развивается привыкание к предметам, которые похожи на объекты, окружающие их в природе. Например, к лестницам, сухим деревьям, канатам.

Многие животные с большой готовностью выполняют определенную работу, чтобы получить корм. При этом они поедают корма больше, чем в условиях его постоянной доступности, а непредсказуемость результата только усиливает интерес животных.

Обогащение искусственной среды обитания животных развивает их психику. Ученые установили, что при содержании в обогащенной среде у грызунов происходят морфологические и функциональные изменения головного мозга (O. Price, 2002). У молодых животных увеличивается количество нейронов, синапсов и дендритов в гиппокампе и коре головного мозга. Как следствие, возрастает способность животных к научению и запоминанию. Выращивание грызунов в стандартных лабораторных клетках часто сопровождается развитием у животных атипичных стереотипов поведения, в основе которых лежат нарушения функций базальных ганглиев.

Выводы, сделанные на основе наблюдений за поведением лабораторных животных и диких животных в неволе имеют прикладное значение. *Продуктивные животные небезразличны к своему окружению.* Beattie et al. (2000) сравнивали поведение, скорость роста и качество мяса свиней, выращенных в бедной и обогащенной среде. Для обогащения среды использовали просторные станки, размещали в них солому, кучи торфа. В обогащенной среде поросята больше двигались — копали солому, торф, больше времени проводили за играми. У опытных поросят зарегистрировали более эффективное использование корма, бóльшие среднесуточные приросты живой массы. На момент убоя (21 неделя) у них зафиксирована бóльшая живая масса и масса туши. Мясо свиней, выращенных в обогащенной среде, имело более высокие показатели качества.

У поросят в обедненной среде обитания (стандартные условия выращивания) помимо относительно низких показателей продуктивности отмечали повышенную агрессивность и, как следствие, травматизм, более низкое качество туш после убоя (гематомы, экссудат).

Обогащение среды обитания положительно сказывается на репродуктивных

качествах животных: половой активности, скороспелости, плодовитости, жизнеспособности молодняка. Единственное известное исключение из этого правила составляет гепард, у которого половую функцию стимулирует острый стресс, а богатая среда, наоборот, тормозит проявление половой активности. У подавляющего большинства животных стресс затормаживает половую активность и проявление половой функции в целом. Богатая среда обитания понижает стресс-реактивность, стимулирует игровое поведение и половое возбуждение, снимает излишнюю агрессивность в отношениях между полами.

Обогащение среды положительно воспринимается и животными с примитивной психикой. При выращивании рыб в искусственных водоемах на поведение животных влияет характер донного субстрата (песок, галька, камни), освещенность бассейна и наличие в бассейне различных предметов (коряги, растения, гроты). Причем разнообразие среды обитания зачастую выступает у рыб обязательным условием процесса воспроизводства, а также выживания молоди.

ИСКУССТВЕННЫЙ МИКРОКЛИМАТ И ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Большинство видов домашних животных происходят из природных биотопов умеренного и теплого климата. Их дикие прародители обладали соответствующими поведенческими адаптациями. Предки домашних животных уклонялись от воздействия экстремальных проявлений климата, используя для этого различные приемы. Птицы улетали или мигрировали в более теплые края. Грызуны закапывались в землю, жвачные использовали природные укрытия, предки собаки устраивали логово. В искусственных условиях животные не могут использовать естественные поведенческие адаптации, характерные для их диких предков. Более того, при постоянной опеке человека у них и не возникает такой потребности. Человек защищает своих компаньонов специальными постройками (коровник, птичник, конура). Часто инженерные сооружения, в которых содержат животных, по техническому оснащению не уступают человеческому жилью. Они оборудуются системой принудительной вентиляции и кондиционирования воздуха, нагревателями воздуха, искусственным освещением и др., т. е. человек фактически создает для домашних и плененных животных искусственный микроклимат. Вполне резонно ожидать от животных изменений в поведении в ответ на столь радикальное изменение условий их жизни.

Отрицательные последствия. Негативный опыт накоплен у работников зоопарков. Постоянный температурный режим, высокая влажность, повышенное содержание углекислого газа и аммиака в воздухе, отсутствие солнечной инсоляции и искусственное увеличение продолжительности светового дня на фоне ограниченного жизненного пространства вносят существенные негативные изменения в поведение плененных животных.

Негативное влияние *постоянного температурного режима* прежде всего отражается на состоянии хладнокровных животных. Так, у дрозофилы при неизменной температуре содержания (17°С или 25°С) происходят не только функциональные изменения. В этих условиях у мушки зафиксированы генетические изменения. Если в инсектарии температура колеблется в течение суток в том же диапазоне — 17–25°С, то развития отмеченных выше изменений у дрозофилы не наблюдают.

У саранчи (Locusta migratoria) при постоянной температуре в искусственных условиях позже наступает половое созревание. Искусственное понижение температуры среды до +15°С в ночное и ее повышение до +30°С в дневное время ускоряет половое созревание насекомых. Однако в естественной среде обитания саранча менее чувствительна к суточным колебаниям температуры воздуха.

Похожую чувствительность к изменениям температуры среды демонстрируют в неволе и многие рыбы. Например, от белого осетра (Acipenser transmontanus) в условиях постоянной температуры воды (15–18°С) не удается получить зрелую икру. Если же самок выдерживать осенью или ранней весной в холодной воде при температуре 12°С, у них наступает нерестовая активность.

Одомашнивание и содержание животных в мягких климатических условиях приводит к снижению способности животных адаптироваться к экстремальным температурным изменениям. Ручьевая форель, адаптированная к искусственным условиям на протяжении нескольких поколений, более чувствительна к повышению температуры воды по сравнению с рыбой, пойманной в природных водоемах.

Плохую толерантность к низким температурам демонстрируют потомки одомашненной (лабораторной) мыши, домашние свиньи, представители многих пород домашней собаки и все домашние кошки.

Режим освещения домашних животных человеком оптимизируется в соответствии с производственными задачами. На этом фоне у животных развиваются и новые поведенческие адаптации. На промышленных птицефабриках яичного направления на протяжении всего календарного года используют 12–14-часовой режим освещения. Данный режим стимулирует половую функцию кур-несушек. В результате курица ежедневно откладывает по одному яйцу. В природных условиях активизация половой функции птиц в ответ на увеличение продолжительности светового дня имеет кратковременный характер и происходит только в весенний период.

Продление светового дня у атлантического лосося повышает пищевую активность, что отражается на скорости роста рыбы даже в садках, где жизненное пространство животных ограничено до предела. Дополнительное искусственное освещение ускоряет половое созревание этой рыбы.

Манипуляции со световым режимом помогают преодолеть сезонность нерестового поведения многих видов рыб и получать потомство в удобное для человека время года.

Есть особые виды животных, которые для успешного содержания в неволе дополнительно к обычному освещению требуют ультрафиолетовый свет. Это требование относится, например, к варану острова Комодо (Varanus komodoensis). Без ультрафиолетового источника варан в неволе долго не живет и, тем более, не размножается (F. T. Gillespie et al., 2000).

Положительные последствия. Помещения, в которых содержат домашних животных, изначально предназначены для защиты животных от неблагоприятных природно-климатических факторов, хищников и разносчиков заболеваний. Поэтому домашние животные имеют более высокий коэффициент выживания как в раннем онтогенезе, так и в более зрелом возрасте. Санитарно-ветеринарные обработки домашних животных обеспечивают и более низкий уровень заболеваемости инфекционными и инвазионными болезнями в сравнении с их дикими предками.

Оборудование загонов, вольеров и клеток укрытиями для некоторых видов животных необходимо. Наличие убежища положительно сказывается на социальных отношениях грызунов и других животных, ведущих групповой образ жизни. Субдоминантная особь всегда имеет возможность уступить более высокоранжированному животному без драки. Она прячется в укрытии.

Убежище, помимо всего прочего, разнообразит среду обитания и стимулирует исследовательско-поисковое поведение животных. L. Hubrecht et al. (1992) отмечают, что при выращивании молодняка домашней собаки в вольерах с конурой щенки используют конуру для игр, что способствует гармоничному развитию их психики.

I. Hansen и N. Berthelsen (2000) сравнивали поведение домашних кроликов в открытых клетках и клетках со встроен-

ным убежищем. В открытых клетках самки больше беспокоились, больше времени занимались грумингом, грызли элементы клетки. При наличии укрытия самки им активно пользовались и оставались более спокойными. В этих условиях животные демонстрировали высокую стресс-устойчивость. Интересно заметить, что крольчата редко пользовались укрытием по прямому назначению. Однако при наличии укрытия их общая активность заметно возрастала. Они много времени отводили на то, чтобы залезть и спрыгнуть с ящика. Крольчата предпочитали подолгу оставаться на крышке ящика, выполнявшего функцию укрытия. Очевидно, что *для животных важно иметь возможность спрятаться* при возникновении опасности. В этом случае у них понижается уровень тревоги и стресс-реактивность.

У птиц в неволе наличие укрытия может выступать в качестве пускового раздражителя полового поведения (гнездостроения).

Однако для отдельных видов животных устройство убежища в условиях неволи нежелательно. Так, щенки чернобурой лисицы при оборудовании в клетке укрытия проявляли более высокую стресс-реактивность и пугливость в присутствии человека. У щенков, которых содержали в открытых клетках, раньше открывались глаза. Они раньше начинали реагировать на звуки и проявлять исследовательскую активность. У них развивалось привыкание к присутствию человека в непосредственной близости.

Более сложными в обращении бывают и лабораторные крысы, если у них в клетке установлены убежища. Такие животные более пугливы и агрессивны. Человеку с ними работать сложнее.

Таким образом, манипулирование параметрами микроклимата, устройство убежища, приемы обогащения жизненного пространства позволяют оптимизировать содержание животных в неволе. Однако эти факторы не являются универсальными средствами и дают положительный результат лишь тогда, когда известны особенности поведения и предпочтения разных видов животных.



ГЛАВА 24

ИЗМЕНЕНИЯ В ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ В РЕЗУЛЬТАТЕ ПРИРУЧЕНИЯ

В процессе одомашнивания человек, помимо всего прочего, ставил задачу приручения животных, т. е. подавления страха перед человеком. Поэтому и влияние человека на поведение одомашненных животных зависит от степени их прирученности. Однако большинство одомашненных животных, несмотря на явную зависимость от человека, предпочитают держаться на некотором расстоянии от него, т. е. выдерживать безопасную дистанцию.

24.1. КОНЦЕПЦИЯ БЕЗОПАСНОЙ ДИСТАНЦИИ

Дикие животные, независимо от эволюционного положения, размеров тела или образа жизни (мирные, хищные), видят в человеке большую опасность. Поэтому уклонение животных от контактов с человеком — естественная и весьма обоснованная реакция.

Одним из немногих примеров, когда животные не боятся человека, служат пингвины Антарктиды. Вероятно, эволюция во временном формате и пространственно развела человека и пингвинов. Географическая изоляция этих птиц сформировала у них специфическую психологию. Внешние признаки человека не попали в число узнаваемых признаков опасности для пингвинов и не закрепились на генетическом уровне. Поэтому человек не воспринимается пингвинами как опасный элемент среды обитания.

Другой редкий пример отсутствия страха перед человеком являет полярный медведь. Причины такого поведения зверя частично повторяют предыдущий случай. Кроме того, отсутствие страха у белого медведя усугубляется и его недюжинной силой и отсутствием равноценных по силе конкурентов в его природной среде обитания. Отдельные особи имеют живую массу до 1000 кг. В процессе эволюции у этого зверя не возникала задача адаптировать свое поведение к сосуществованию с равноценным или более сильным противником другого вида. Другими словами, полярный медведь просто не научился уступать и, следовательно, бояться. Поэтому на современном этапе развития человек воспринимается полярным медведем просто как один из многочисленных мелких объектов, относящихся к его потенциальным пищевым ресурсам.

Во всех других случаях эволюционные пути животных и человека пересекались. Последствия этих исторических встреч для животных оказались настолько опасными и катастрофичными, что образ человека перешел в разряд узнаваемых признаков особой опасности. Поэтому страх перед человеком у подавляющего большинства видов животных прочно закреплен генетически.

Данная особенность животных (боязнь человека) усложняет работу даже с одомашненными животными. Все животные демонстрируют «дистанцию безопасности», сокращение которой доводит чувство их страха до критического уровня и принуждает к бегству. У домашних животных дистанция безопасности намного короче, чем у диких животных. В процессе приручения человек ведет работу, ориентированную на сокращение дистанции безопасности.

Приручение — это явление, которое происходит в онтогенезе индивидуума как процесс научения (приобретения личного опыта), в результате которого природное стремление животного избегать человека затормаживается или замещается стремлением к сближению с ним. В основе приручения лежит процесс габитуации и закрепление образа человека как нейтрального или положительного раздражителя. Молодняк приручается легче и быстрее, чем взрослые животные. В раннем постнатальном периоде онтогенеза инструментом приручения выступает явление импринтинга и реакции следования. Когда первый контакт человека и дикого животного приходится на чувствительный период, животное запечатлевается на человека и воспринимает его как собственного родителя.

У зрелых животных основу приручения составляет процесс габитуации и образования временных связей в коре больших полушарий. Формирование условного рефлекса на человека в качестве положительного условного стимула протекает с трудом. Далеко не всегда чувство страха замещается условным рефлексом на человека в качестве положительного стимула. Поэтому существуют животные, которые вообще не поддаются приручению.

Прирученность — это мера, которой измеряется стремление животного избежать контактов с человеком и уровень мотивации сократить дистанцию безопасности до минимума.

Степень предрасположенности животного к приручению детерминирована генетически. Это доказывает анализ прирученности домашних животных, принадлежащих к разным породам. Описаны межпородные различия степени прирученности для крупного рогатого скота, лошадей, овец, собак, кур. У телок породы лимузин степень контактности с человеком передается по наследству от производителя. С этой позиции авторы выделяют внутри породы конкретных быков, которые являются носителями признака дикости. Их потомки обладают сравнительно буйным нравом и создают трудности при работе с ними. Подобную зависимость приручаемости молодняка от происхождения по отцовской линии обнаружили и у домашних свиней.

V. H. Lyons et al. (1988) провели исследования на козлятах-близнецах (Capra hircus). Одного козленка оставляли с матерью, а другого выращивали искусственно с постоянным присутствием людей. Оказалось, что контактность козлят больше зависит от их происхождения, а не от того, кто их выкармливал — мать или человек.

Убедительным доказательством наличия тесной связи наследственной основы животных с их прирученностью служат селекционные работы с черно-бурой лисой (E. O. Price, 2002). Сибирским ученым удалось создать популяцию фактически ручных животных. Эта работа у них заняла более 40 лет и протекала с большими трудностями. В десятом поколении только 18% лисиц имели желательные этологические признаки. В двадцатом поколении контактность с человеком проявляли 35% животных. И даже после 40-летнего периода отбора лишь 70–80% лисиц не проявляли агрессивности к обслуживающему персоналу, а 20–30% животных популяции, разводившейся в неволе, оставались дикими и злобными.

Опыты по приручению других видов животных позволили ученым найти гормональную основу прирученности. Процесс

приручения с точки зрения эндокринолога представляет собой затянувшийся стресс или застойную эмоцию. У норок и японского перепела обнаружена связь между прирученностью и активностью коркового слоя надпочечников. У контактных неагрессивных норок уровень кортизола в крови существенно ниже, чем у диких и агрессивных животных. Японские перепела с более высокой концентрацией кортизола в крови оказались более пугливыми по отношению к человеку.

Развитие процесса приручения. В случае приручения животных человек ставит разные задачи, которые предполагают получить разный уровень прирученности. G. Hemmer (1988) предлагает выделять три ступени прирученности животных:

1) прирученность как результат развития индивидуальной доверчивости к человеку (развивается при выкармливании новорожденного человеком);

2) прирученность как результат снижения степени недоверия к человеку у взрослых животных;

3) прирученность, обусловленная наследственностью (результат длительной селекции человеком).

Таким образом, процесс приручения возникает и как индивидуальная адаптация, и как популяционная адаптация, облигатность которой для животных условна, поскольку инициирована человеком.

Корреляция между эмоциональной реактивностью и приручаемостью. Подмечено, что эмоционально неустойчивые особи диких животных плохо приручаются. И, наоборот, быстро входящие в контакт с человеком животные показывают высокую стресс-устойчивость и более низкую реактивность на изменения, происходящие вокруг них.

P. D. Lankin (1997, 1999) изучал поведение представителей 11 пород домашних овец и обнаружил среди этих одомашненных животных большое этологическое разнообразие. Породы, подвергавшиеся в процессе создания сильному прессу человека для закрепления специфических продуктивных качеств, оказались и более прирученными. Наиболее ручными в исследовании были овцы восточнофризской породы, с которой человек работал много веков, создавая у животных мясные и молочные качества. Наиболее дикий нрав демонстрировали овцы породы авасси и монгольские овцы, которые разводятся экстенсивным методом при минимальных контактах с человеком.

У «диких» пород на предъявление раздражителя фиксировали резкую активизацию симпатоадреналовой системы с сильно выраженным кортикостероидным ответом. «Ручные» овцы менее эмоционально реагировали на изоляцию и транспортировку. У них слабее выражены конкурентные отношения. Однако после 24-часового голодания или отъема ягнят межпородных различий в поведении животных, включая реактивность по отношению к человеку, обнаружено не было.

24.2. КОНЦЕПЦИЯ ПРИРУЧАЕМОСТИ

Для понимания сути данной проблемы необходимо определиться с понятиями «прирученность», «приручаемость» и «способность к приручению». В процессе одомашнивания животных человек поощрял приручаемость и закреплял прирученность. Эти качества животных облегчали человеку работу с ними. В свою очередь, прирученность выступает в качестве результата приспособления животного к жизни в новых условиях.

ВЛИЯНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ НА ПРИРУЧЕНИЕ

Прирученность как этологическое свойство организма не передается по наследству. У жвачных животных потомство матерей, выращенных в стаде и выкормленных искусственно человеком, не имеет

различий в степени прирученности в сравнении с аналогами, которые были получены от неприрученных матерей. И те, и другие выдерживают примерно одинаковую дистанцию безопасности, когда в одиночку встречают человека.

Однако *дистанцию безопасности существенно сокращает социальный фактор*. Неприрученные козлята и ягнята в компании прирученных сверстников становятся менее пугливыми, ведут себя менее дико. В компании прирученных особей неприрученные животные позволяют человеку подходить к ним на близкое расстояние.

Подобным образом ведут себя и собаки. Трусливая или злобная собака, не подпускающая близко к себе человека, в стае прирученных животных утрачивает агрессивность и сокращает дистанцию безопасности. Она может взять у незнакомца лакомство и может позволить себя погладить.

Социальный фактор влияет на поведение отдельного члена группы через подражание с последующим привыканием к раздражителю. Подражание унифицирует поведение животных в составе группы. В иерархически организованной группе субдоминанты подражают лидеру. За счет этого действия группы (стаи) приобретают организованный характер.

В основе приручения животных лежит привыкание (габитуация) и положительное условно-рефлекторное ассоциирование. Привыкание к человеку развивается при повторяющихся контактах человека и животных в нейтральной обстановке. Образ человека перестает быть отрицательным раздражителем, вызывающим страх и агрессию у диких животных. Человек становится нейтральным или даже положительным фактором среды обитания животных. Это подтверждают как работы по приручению животных, так и наблюдения за поведением животных в публичных местах.

Волки в условиях зоопарка утрачивают избыточную реактивность на появление человека при раздаче корма или уборке помещений, если они постоянно находятся под наблюдением зрителей. Tsutsumi et al. (2001) отмечает, что минисвиньи (S. scropa) при ежедневном минимальном контакте человека с ними становятся ручными к десятимесячному возрасту. В случае, если с животными ежедневно «проводят беседы», чешут за ухом, похлопывают по боку и пр., высокая степень прирученности устанавливается уже через 4 недели общения с ними.

Замечено, что *человек как фактор риска на голодных животных действует слабее, чем на сытых животных*. Если человек регулярно раздает животным корм и воду у них на виду, то человек из фактора страха трансформируется в положительный стимул новой среды обитания дикого животного.

Большие возможности приручения животных связаны с так называемым чувствительным периодом социализации. J. L. Olson-Rutz et al. (1986) сообщают, что если оленята вида Odocoileus hemionus выращиваются под матерью, но в первую неделю жизни ежедневно в течение 3 часов имеют контакты с человеком (поглаживание, почесывание), приручаются так же быстро, что и при ручном (искусственном) выкармливании. Установлено, что у ягнят чувствительный период социализации приходится на первые 3 дня жизни. E. S. Krohn et al. (2001) обнаружили, что у телят крупного рогатого скота приручению способствует контакт с человеком в первые 2 недели жизни, однако наиболее чувствительным периодом у телят следует считать первые четыре дня жизни: контакты с человеком с 6-го по 9-й день и с 11-го по 14-й день были менее результативными в плане приручения животных. В возрасте 20 и 40 дней телята с опытом общения с человеком в период с 1-го по 4-й день жизни были менее пугливыми и позволяли приближаться к себе даже посторонним людям.

A. M. Nimon и D. M. Broom (2001) сообщают, что у серебристых лисиц окно

социализации приходится на 2–8-ю недели жизни.

У птиц в первые часы или дни после выклева происходит импринтинг. Поэтому слишком ранний контакт птенцов с человеком может повредить дальнейшему развитию социальных контактов с соплеменниками. Это необходимо учитывать, когда предполагается интродукция выращенных в питомнике птиц на волю. Когда же стоит задача приручения птиц, то ранний контакт птенцов с человеком весьма желателен. G. Aengus и E. Millam (1999) показали, что непродолжительное общение человека в первые два месяца после выклева с птенцами попугая амазона (Amazona amazonica), которые выращиваются родителями, существенно облегчает приручение птиц. Спустя 2–3 месяца птенцы безбоязненно приближаются к человеку, садятся на руку, разрешают гладить себя по голове. Данная схема комбинированного выращивания птенцов попугаев с участием их родителей принята за основу альтернативы полностью искусственного выращивания без участия родителей. Искусственное выращивание птенцов хоть и является эффективным с точки зрения приручения птиц, в то же время представляется очень дорогой технологией. Кроме того, при полностью ручном выращивании птенцов птицы лишаются возможности реинтродукции в естественную среду обитания.

Исследования показывают, что *общение животных с человеком в ранний постнатальный период способствуют успешному воспроизводству животных в неволе*. С проблемой воспроизводства исследователи столкнулись при разведении пушных зверей в неволе. K. F. Mononen et al. (2001) обнаружили, что если щенков голубой лисицы (Alopex lagopus) регулярно «нянчить» в возрасте 7–10 недель, то они в зрелом возрасте проявляют более низкую реактивность по отношению к человеку. У самок раньше проявляются половые циклы. А в целом животные становятся более плодовитыми по сравнению со своими дикими аналогами.

H. Clark и O. Price (1981) провели исследования на пасюках. Крысят, отнятых от диких матерей, с 26-го по 32-й день жизни ежедневно на 1–2 минуты исследователи брали на руки. По достижении возраста половой зрелости молодых самок из числа опытных крыс на одну ночь подсаживали к самцу, активированному половыми гормонами. Оказалось, что 23 самки из числа 24 подсаженных к самцу (около 96%) вступили с самцом в половой контакт и забеременели. В опыте с аналогичной схемой исследований молодые дикие самки реагировали на самца агрессией. В результате среди них беременных оказалось только 44%. Авторы указывают, что 96% забеременевших самок за одну ночь среди ручной популяции пасюков — необычайно высокий показатель. Было сделано заключение, что страх перед человеком является фактором, тормозящим проявление половой функции у диких животных при содержании в неволе. Элиминация этого страха путем приручения стимулирует проявление половой активности, по крайней мере, у самок.

D. K. Liu et al. (1997) изучали гипоталамо-гипофизарно-адреналовый ответ на предъявление незнакомого стимула у пасюков в зависимости от того, сколько времени в раннем постнатальном периоде развития они контактировали с человеком или получали материнскую заботу (груминг, вылизывание). Оказалось, что тисканье крысят человеком в такой же степени повышало стресс-устойчивость животных в более зрелом возрасте, что и материнская опека в ранний постнатальный период.

J. T. Galef (1970) попытался найти оптимальные приемы выращивания серых крыс с целью повышения их прирученности и управляемости. Крысят второго и третьего поколений одомашнивания выращивали совместно с лабораторными или дикими сверстниками. При этом комбинировали содержание животных на искус-

ственной и естественной подстилке, различную степень присутствия людей около клеток, а также использование ежедневного ручного манипулирования с крысятами в течение 2 минут в период с 10-го по 23-й день их жизни. После отъема (на 23-й день после рождения) молодняк всех вариантов исследования подвергли тестированию на степень прирученности (легкость поимки, вокализация, покусы экспериментатора). Установлено, что *только «нянченье» крысят человеком достоверно влияло на степень прирученности крыс в зрелом возрасте*. Такие животные легко поддавались поимке, спокойно вели себя в руках человека, наносили минимальное количество укусов.

Успех приручения зависит, кроме всего прочего, и от такого фактора, как поведение человека и его позы при контакте с приручаемыми животными. P. H. Hemsworth et al. (1986) сравнивали поведение свиней в ответ на разные проявления поведения человека и его позы. Животные смелее подходили к человеку, если тот стоял спокойно и не производил резких движений руками. Присевший на корточки экспериментатор еще больше стимулировал свиней на сближение с человеком.

Некоторые животные плохо переносят прямой взгляд человека. В мире животных он означает агрессивные намерения. Прямой взгляд провоцирует злобную собаку к нападению. Отведенный в сторону взгляд животные воспринимают как отсутствие агрессивных намерений, готовность противника к уступкам и мирному разрешению конфликтной ситуации.

Многие (но не все) животные персонально узнают людей, которые их обслуживают, и проявляют неодинаковое к ним отношение. В молочном скотоводстве существует проблема «подменной доярки». Зачастую корова не подпускает к себе или не отдает молоко незнакомому оператору, даже когда его обращение с животным не вызывает нареканий. Индивидуально распознают людей быки-производители, жеребцы. Именно по этой причине уход за потенциально опасными животными осуществляют одни и те же вошедшие в доверие лица.

Отдельные животные проявляют не только индивидуальное узнавание людей, но и проявляют злопамятность и мстительность. Животноводы-практики могут привести массу примеров избирательно агрессивного поведения быков-производителей по отношению к своим обидчикам. Как правило, оно имеет отсроченный характер. Нападение животного на человека выглядит беспричинным и необоснованным. Факт некорректного отношения к животному человек-обидчик на момент возмездия может уже и не помнить. Однако бык-производитель, жеребец, злобная собака, обид не забывают на протяжении длительного периода.

В процессе индивидуального распознавания человека животные полагаются на зрение, слух и обоняние. Крупный рогатый скот больше ориентируется на внешний вид человека. Поэтому строптивую корову в отсутствие хозяйки может подоить соседка, облачившись в ее рабочую одежду. По данным Rybarczyk et al. (2001), крупный рогатый скот в распознавании людей ориентируется еще и на рост человека и даже узнает людей в лицо.

С другой стороны, известно, что животные узнают человеческие персоналии лишь в связи с определенным местом или в ассоциации с каким-то другим явлением. Так, многие коровы держат дистанцию безопасности при приближении к ним хозяйки (хозяина), если их встреча происходит в непривычном месте: в поле, по дороге к водопою и пр. В то же время пастух с палкой или кнутом, вызывающий страх у коров на пастбище, в доильном зале воспринимается животными как инертный раздражитель.

Абсолютное нежелание контактировать с безусловно знакомым человеком вдали от дома демонстрируют домашние кошки. Это прежде всего характерно для

представителей мужского пола. Коты вдали от дома отказываются идти на сближение с хозяином, несмотря на его (хозяина) внешнюю, звуковую и одоральную узнаваемость.

Среди домашних животных наиболее развитой способностью к индивидуальному узнаванию людей обладают, вероятно, домашние собаки. Собака на большом удалении распознает своего хозяина. Правда, когда хозяин находится в составе большой группы людей, у собаки возникают временные трудности, которые животное преодолевает при помощи органов обоняния.

Кошки являют собой противоречивое создание природы (с точки зрения человеческой логики). Обладая тонко настроенными органами чувств, они в определенных ситуациях не узнают, а скорее не желают узнавать знакомых им людей. С другой стороны, домашние кошки демонстрируют поистине экстрасенсорные способности к узнаванию людей. Автор наблюдал проявление подобных способностей у своего кота.

В целом, спокойное поведение человека в присутствии животных положительно отражается на их эмоционально-мотивационном состоянии. В животноводстве это сказывается на уровне продуктивности. Животные чувствительны к грубому недоброжелательному обращению с ними. Нарастающий страх при неправильном поведении человека отрицательно влияет не только на количество, но и на качество получаемой от животных продукции. Это заключение имеет сильную доказательную экспериментально полученную базу и распространяется на птицеводство, свиноводство, молочное скотоводство и другие отрасли животноводства.

F. P. Breuer et al. (2000) приводят следующую статистику негативного влияния некорректного обращения с животными на их продуктивность в разных отраслях животноводства (табл. 36).

Грубое обращение человека с животными снижает продуктивные качества последних на 20–30%. При этом имеет место и снижение качества получаемой от таких животных продукции. По данным S. N. Lensink et al. (2001), качество телятины, поставляемой с ферм, на которых обращение обслуживающего персонала с животными строго регламентировано, выше. Более низкие качественные показатели имеют туши со свиноферм, где свиней в процессе выращивания подвергали воздействию стрессоров.

Таблица 36

Влияние фактора страха перед человеком на продуктивность животных

Животные	Продукция, продуктивные качества	Снижение, %
Крупный рогатый скот	Молоко	19
Свиньи	Репродукция	23
Цыплята-бройлеры	Использование корма	28
Куры-несушки	Яйцо	28

24.3. НЕЖЕЛАТЕЛЬНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ПРИРУЧЕНИЯ

В определенных обстоятельствах общение человека с животными сопровождается развитием той или иной степени прирученности, которая выступает как нежелательное для человека явление. Это относится, например, к потенциально опасным физически сильным животным. Выращенные человеком и выпущенные на волю животные проявляют несвойственную их диким сородичам контактность с человеком, что порождает проблемные ситуации. Так происходит с лосями, медведями, когда они идут на сближение с человеком в лесу, не имея агрессивных намерений. Однако люди, незнакомые с историей жизни таких животных, расценивают их избыточную контактность по-своему.

Гибриды волка и домашней собаки представляют для человека бо́льшую опасность, нежели сам дикий волк. Гибридные животные лишены чувства страха перед человеком, которое обыкновенно испытывают волки. Однако от дикого предка гибриды получают хорошо развитые задатки свирепого хищника. H. Gloyd (1992) занимался гибридизацией волка и домашней собаки в искусственных условиях. Исследователь пришел к заключению, что не более 5% гибридных животных, выращенных в контролируемых условиях, имеют шансы стать ручными. Бо́льшая часть гибридов представляет опасность для человека, поскольку требует обращения, аналогичного с волком. Фамильярное обращение провоцирует животных на агрессивные действия по отношению к человеку. От нападения гибридных животных больше всего страдают дети, а также взрослые, не имеющие представления об особенностях поведения гибридов.

Ручные крупные жвачные животные, как это ни парадоксально, представляют бо́льшую опасность для людей по сравнению с животными, выращенными в традиционных производственных условиях. Особенно опасны особи, которые развивались в изоляции от своих соплеменников.

Так, E. O. Price (2002) сообщает, что герефордские быки, выращенные человеком в изоляции от других животных, проявляли большую агрессивность к незнакомым людям на фоне быков, которых выращивали групповым методом при постоянном традиционном контакте с обслуживающим персоналом. Ученый считает, что изоляция быков в их постнатальном периоде развития усиливает агрессивность животных. Такие быки не испытали на себе контрдействий с негативными для них последствиями со стороны соплеменников. При выращивании бычков в группе они рано научаются сдерживать свою агрессивность, поскольку получают сопротивление со стороны других членов группы. В результате быки с богатым социальным опытом менее реактивны по отношению к факторам среды и более терпимы к присутствию незнакомых людей.

Быки-производители молочных пород отличаются большей агрессивностью по сравнению с быками мясных пород крупного рогатого скота. В основе этих различий лежат чисто технологические причины. Традиционные системы выращивания племенных бычков молочных пород предполагают индивидуальное содержание, которое лишает животных возможности приобретения опыта социального поведения. В мясном скотоводстве получила распространение технология группового выращивания молодых бычков с раннего возраста. Поэтому и в зрелом возрасте быки-производители мясных пород остаются более уравновешенными в общении с окружающими, включая человека.

Приручение имеет противопоказания при выращивании диких животных с целью последующей реинтродукции в природные биотопы. Выпущенные на волю ручные животные имеют пониженную реактивность в целом и подавленное чувство страха в частности. Такие животные скорее станут добычей хищника или попадут под выстрел охотника.

Однако в особых случаях пониженная реактивность возвращенных в природу животных после искусственного выращивания может расцениваться и как их желательное свойство. Это относится к крупным хищникам и крупным травоядным животным (зубры, бизоны, лоси). Пониженная агрессивность животных важна, когда речь идет о восстановлении фауны заповедников и парков, часто посещаемых людьми. В этих условиях выпущенные на волю физически сильные животные с низким уровнем агрессии предпочтительнее диких и опасных особей. На воле у них нет равных по силе врагов. Поэтому не существует опасений за их сохранность в новых условиях жизни.

24.4. ПРИРУЧЕНИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Любая индивидуально приобретенная адаптация получает в своем развитии функциональные и биохимические предпосылки. Вспомним о временных связях, образующихся в коре больших полушарий при выработке условного рефлекса, или о клеточных механизмах памяти с активацией новых нейронов, образованием новых синаптических связей или синтезом РНК и нейропептидов.

Логично утверждать, что и процесс приручения животных сопровождается физиолого-биохимическими изменениями в головном мозге. А. Н. Попова и др. (1991) обнаружили, что прирученность серебристых лисиц есть следствие определенных перестроек серотонинэргической системы. У лисиц, которых на протяжении многих поколений селекционировали по признаку прирученности, в среднем мозгу и гипоталамусе обнаружена повышенная концентрация серотонина, его главного метаболита 5-оксииндолуксусной кислоты и высокая активность триптофангидроксилазы.

Другие авторы обнаружили аналогичные явления у других видов животных, с которыми велась работа по приручению (пасюки, норки). Например, L. R. Hammer et al. (1992) сообщают, что у пасюков, прирученных в нескольких поколениях, плотность серотонин-рецепторов достоверно выше в гиппокампе и median raphe по сравнению с крысами из дикой популяции. Экспериментальное парентеральное введение серотонина диким агрессивным пасюкам достоверно понижало уровень их агрессивного поведения как в отношении человека, так и их соплеменников.

Прирученность предполагает снижение общей стресс-реактивности. На лисах и крысах установлено, что прирученные животные имеют более высокую концентрацию норадреналина в тканях переднего гипоталамуса по сравнению с дикими животными с выраженной агрессивностью по отношению к человеку. Содержание норадреналина в других структурах мозга (фронтальной коре, гиппокампе, заднем гипоталамусе, среднем мозге) у опытных и контрольных животных было одинаковым.

В процессе приручения серебристых лисиц у животных двенадцатого поколения концентрация кортикостероидов в плазме крови упала вдвое. Дальнейшее двукратное падение концентрации гормонов надпочечников зарегистрировали у животных 28–30-го поколений разведения.

Приручение отражается и на секреции эндогенных опиатов. У ручных лисиц обнаружен высокий уровень дофамина в обонятельных луковицах и его малое содержание в полосатом теле и n. accumbens. Кроме того, ручные и агрессивные лисицы различались и по концентрации дофамина в переднем и заднем гипоталамусе.

Причастность определенных нервных структур к процессу приручения животных доказана в экспериментах на животных с частичным или полным разрушением разных отделов мозга. Эффект «приручения» диких пасюков получают при разрушении у животных базальных ганглиев, а также серого вещества центральной части среднего мозга. Мускусные утки из диких природных популяций становились ручными после хирургического разрушения медиальной части полосатых тел и проводящих путей среднего мозга. Электрическая стимуляция полосатого тела производит обратную трансформацию: ручные животные превращаются в диких.

Таким образом, не вызывает сомнений то, что приручение и одомашнивание животных имеет под собой изменения, затрагивающие нейрохимическую основу деятельности центральной нервной системы.

ГЛАВА 25

РЕИНТРОДУКЦИЯ И ОДИЧАНИЕ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Реинтродукция[102], или возвращение животных в их естественную среду обитания после выращивания в искусственных условиях, стала актуальной проблемой современной жизни. Хозяйственная деятельность человека нарушила биологическое равновесие на планете. Однако научно-технический прогресс достиг такого уровня, что на современном этапе и тем более в будущем человечество способно обеспечивать свои потребности в пище и сырье для промышленности без дальнейшего разрушения природных сообществ. Потенциал современного сельского хозяйства и биотехнологий столь велик, что большинство государств могут обойтись без преступного «покорения» природы. Сельское хозяйство Запада страдает от перепроизводства. Технологии растениеводства и животноводства только этих стран способны удовлетворить мировые потребности в сельскохозяйственной продукции.

Более того, общая экологическая обстановка на Земле такова, что все страны вынуждены проводить работы по восстановлению поврежденных и уничтоженных природных биотопов. Важным элементом таких восстановительных работ служит реинтродукция животных после их выращивания (подращивания) в искусственных условиях.

С другой стороны, в ряде стран (Великобритания, США, Португалия, Новая Зеландия, Канада и др.) произошла «утечка» одомашненных животных в естественные биотопы. Так произошло с домашней собакой в Австралии (собака динго), домашней лошадью в Северной Америке (мустанг). Домашние козы в отсутствие хищников сформировали свои «вольные» популяции в Великобритании, Новой Зеландии. Полудикий образ жизни ведут яки на Алтае и в горах Средней Азии. В Якутии и Монголии образовались популяции одичавших лошадей и крупного рогатого скота, которые без существенного участия человека круглогодично находятся на пастбище. Другими словами, на сегодняшний день возникли популяции животных разных видов, которые проходят в своем эволюционном развитии процесс, противоположный процессу одомашнивания, — одичание.

Как процесс реинтродукции, так и явление одичания животных сопровождаются комплексом адаптивных изменений, среди которых нас прежде всего интересуют изменения в поведении животных.

Для биолога большой интерес представляет поведение домашних животных,

[102] *Реинтродукция* — процесс возвращения животных, выращенных в искусственных условиях, в их естественную среду обитания. *Интродукция* — внедрение животных, выращенных в искусственных условиях, в естественный биотоп, в составе которого ранее они не встречались.

возвращенных в среду обитания их диких предков. Изменения, которые происходят с домашними животными в таких условиях, составляют явление, называемое *одичанием*. Процесс одичания животных учеными изучен недостаточно, поскольку этот процесс представляет новое явление в истории развития фауны. Изучение закономерностей процесса одичания позволяет глубже понять поведение и психологию животных в целом.

Разработка теоретических основ реинтродукции, равно как и создание технологий реинтродукции отдельных видов, представляется актуальной задачей современной биологии и зоотехнии. В данной главе приводятся результаты некоторых экспериментов, которые можно использовать при решении конкретных практических задач, связанных с созданием искусственных биотопов, восстановлением численности исчезающих животных, а также задач по консервации генетического материала.

25.1. ПРЕДРАСПОЛОЖЕННОСТЬ К РЕИНТРОДУКЦИИ

Степень одичания животных может быть различной. Она определяется несколькими факторами: тем, насколько глубоко человек изменил генетическую основу животного в процессе приручения и одомашнивания, личным опытом животного, а также мерой влияния человека на животное после его реинтродукции в естественный биотоп. Так, реинтродукция лошади и крупного рогатого скота протекают по-разному. Лошадь имеет больше шансов на успешную адаптацию к жизни на воле, чем корова. Генетика лошади в меньшей мере изменена человеком в процессе доместификации.

Разные адаптивные возможности имеют и собаки разных пород. Если лайки легко вписываются в дикую жизнь леса, то жизнь английского бульдога или карликового пинчера в тех же условиях выглядит весьма проблематичной. Правда, при некоторой поддержке человека, наверное, все одомашненные виды могут быть возвращены в дикую среду обитания.

Популяции домашних животных, живущих на воле, но периодически возвращающихся к человеку за пищей (кошки, собаки), медленнее проходят стадию одичания в сравнении с теми животными, которые полностью утратили зависимость от человека. Есть предположение, что кошки и собаки уже не станут абсолютно дикими. Причин здесь несколько. Во-первых, эти виды животных сами инициировали совместную жизнь с человеком в начале процесса их одомашнивания. Во-вторых, их связь с человеком представляется очень эффективным адаптивным приемом, равноценной альтернативы которому кошки и собаки в природе не найдут. Одомашнивание кошки и собаки являет собой редкий случай, когда объект одомашнивания получает очевидный эволюционный выигрыш от совместного проживания с человеком.

Можно высказать предположение, что те виды, которые в свое время были предрасположены к одомашниванию в большей мере, будут успешнее захватываться и процессом, противоположным одомашниванию, т. е. одичанием. Исключение здесь могут составить лишь случаи, когда в процессе одомашнивания животные были подвергнуты жесткому селекционному процессу и получили глубокие морфофункциональные изменения, затрудняющие их существование без опеки человека. Высокая степень предрасположенности к доместификации базируется или на этологической пластичности вида, или на том, что условия жизни в неволе близки к естественным условиям обитания вида. Как в первом, так и во втором случае процесс доместификации не сопровождается изменениями наследственной основы животных. Поэтому и их одичание происходит легко и быстро.

H. M. Pearce-Kelly et al. (1995) установили, что после разведения в лабора-

торных условиях в семи поколениях улитки Partula taeniata, выпущенные на волю, быстро адаптировались к новым условиям жизни. Это произошло несмотря на то, что на протяжении семи поколений животные получали только искусственную кормосмесь и содержались в тепличных условиях (температура, влажность, освещение). Поведение «лабораторных» улиток в природной среде не отличалось от поведения аналогов из диких популяций.

Успех реинтродукции в значительной мере определяется условиями, в которые животные попадают. Новые условия жизни не должны быть экстремальными. Предыдущая жизнь животных в искусственных условиях наверняка понизила их общую резистентность и реактивность. Поэтому отдельные факторы дикой природы могут оказаться губительными для таких животных. Правомерность данного суждения убедительно подтверждает опыт американских орнитологов. В США в 1950-е гг. предпринимались попытки провести реинтродукцию японского перепела в штатах среднего Запада. Однако эта попытка орнитологов закончилась неудачей. Природно-климатические условия оказались слишком жесткими для птицы. В то же время в более мягком климате Гавайских островов птица успешно адаптировалась к местным условиям.

Процесс возвращения в естественную среду иногда облегчается гибридизацией домашних животных с их дикими предками. Теоретически гибридные формы должны быть менее адаптированными как к условиям неволи, так и к природным условиям жизни. Однако возникающий при гибридизации гетерозис в ряде случаев расширяет адаптивные возможности животных. Прием апробирован на практике. Примером гибридизации и последующей успешной реинтродукции животных в природную среду служат домашние собаки и волки, европейский зубр и североамериканский бизон, домашние утки и дикие кряквы. Причем восстановить практически полностью истребленный вид европейского зубра в свое время удалось исключительно за счет применения гибридизации с близким видом — североамериканским бизоном. В работе использовались немногочисленные особи зубра, сохранившиеся в зоопарках, т. е. особи, прошедшие стадию приручения.

25.2. СОХРАНЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПУЛА

Работа с домашними животными при создании новых пород и породных групп сопровождается глубокими изменениями наследственной структуры субпопуляции. Следствием этого могут быть различные нежелательные явления: низкая общая и специфическая резистентность, изменения в пищевом и половом поведении, понижение общей активности животного. Реинтродукция таких животных сопровождается гибелью отдельных особей. Поэтому при генетическо-селекционной работе с домашними животными параллельно следует сохранять генетический потенциал вида в неизменном состоянии. Природный генетический пул гарантирует перспективы селекционной работы с породными животными, а также оставляет потенциальную возможность на будущее для реинтродукции животных. Это необходимо учитывать и при вынужденном искусственном воспроизводстве редких и исчезающих видов животных. Однако в малочисленных популяциях одновременная консервация естественного генетического пула и обеспечение генетического разнообразия представляется сложной, но вынужденной задачей. В изолированной популяции высока вероятность возникновения инбридинга и генетического дрейфа. Перед учеными и практиками встает дилемма: усилить доместификацию с неизбежным изменением наследственности или миниминизировать доместификацию с целью консервации природного генетического пула.

Стабильность генетического пула не прямолинейно, но все же зависит от такого фактора, как размер тела животного. Мелкие виды животных имеют более короткую в терминах календарного возраста жизнь и короткий репродуктивный период. Следовательно, за единицу времени они более подвержены генетическим модификациям в искусственных условиях разведения. Животные с большими размерами тела требуют большего времени для воспроизводства. Следовательно, во временном аспекте они более устойчивы к расшатыванию генетической основы.

Для того чтобы понизить вероятность нежелательных генетических модификаций вследствие доместификации, предлагается несколько приемов стабилизации генетической основы разводимых животных (O. Price, 2002):

- постоянно приливать кровь из природных (диких) популяций;
- пролонгировать межгенеративные интервалы;
- понижать смертность животных в пределах приручаемой популяции;
- миниминизировать генетический эффект «бутылочного горлышка»;
- предупреждать наследуемость нежелательных признаков путем манипулирования численностью поголовья различных линий и семейств.

В больших семействах возрастает вероятность появления у животных нежелательных признаков. Но здесь имеются большие возможности для отбора животных. В малых популяциях очень большое значение имеет подбор родительских пар, поскольку весьма вероятен генетический дрейф на основе инбридинга. Однако в отсутствие близкого родства родителей у малоплодных животных (птицы и млекопитающие) вероятность возникновения генетических модификаций ниже, чем у многоплодных животных (рыбы и земноводные).

В условиях неволи как следствие стремления сохранить (законсервировать) генетический пул развивается угроза генетических модификаций. Это явление описано в популяциях атлантического лосося и встретилось при воспроизводстве красного морского леща.

25.3. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ РЕИНТРОДУКЦИИ ЖИВОТНЫХ

Генные модификации, возникающие у животных при их разведении в неволе с целью последующей реинтродукции, представляют серьезную угрозу и генетическому пулу животных в диких популяциях.

Во-первых, участвуя в процессе реинтродукции, животные, выращенные в искусственных условиях и выпущенные на волю, изменяют генетический пул диких популяций. Эти изменения далеко не всегда являются полезными приобретениями для природных популяций животных. S. M. Garcia-Marin et al. (1999) обнаружили, что после реинтродукции искусственно выведенной молоди лосося S. trutta через 2 года в природных популяциях этого вида на Пиренеях 10% рыбы имели генетические модификации.

Во-вторых, искусственно выращенные и выпущенные на волю животные могут оказаться конкурентами для животных диких популяций. Именно такой случай описывают I. Hilborn и P. Eggers (2000) при попытках восстановить утраченное поголовье горбуши. Искусственно выведенная молодь горбуши (Oncorhynchus gorbusha) во многих водоемах Аляски вытеснила дикие популяции. Исследователи констатировали увеличение численности ихтиофауны природных биотопов за счет реинтродукции. Однако анализ показал, что произошло не восстановление природных популяций рыбы, а их замещение потомками рыб из инкубатора.

O. Price (2002) приводит следующую статистику. В популяциях лососевых рыб

северной Атлантики от 25 до 40%, а в бассейне Балтийского моря более 90% поголовья составляет рыба, попавшая в море из разных питомников, занимающихся искусственным воспроизводством салмонид, т. е. здесь также имеет место вытеснение ихтиофауны естественных биотопов фактически реинтродуктами.

Если целью искусственного воспроизводства является восстановление численности природных популяций, возможно, имеет смысл выпускать на волю *стерильных гибридов*. В этом случае будет исключаться гибридизация животных из одомашненных и диких популяций. Есть опыт создания стерильных триплоидных гибридов полосатого и белого окуня (Marone saxatilis × Marone chrysops).

Другим приемом, позволяющим исключить расшатывание генетического пула животных в естественных популяциях, служит технология искусственного воспроизводства, в которой *в каждой генерации используют родителей из диких популяций*. При этом исключается инбридинг. Но здесь существует опасность усиления влияния одной пары родителей на всю популяцию. В природных биотопах до стадии половой зрелости доживает не более 1% потомков одной пары производителей. Поэтому в природе вероятность инбридинга невелика. При искусственном воспроизводстве выживаемость молоди рыб подходит к 100%. Искусственные условия сами по себе являются фактором потенциальной дестабилизации наследственной основы. Для снижения влияния искусственной среды практикуют ранневозрастную реинтродукцию животных. Так, рыбу выпускают на волю сразу после перехода молоди на активное питание. Конечно, при этом нельзя рассчитывать на высокую выживаемость молоди в природных условиях. По данным K. McNeil (1991), L. J. Hiborn и P. D. Eggers (2000), не более 5% салмонид выживает в природных биотопах даже тогда, когда молодь подращивают в питомнике на протяжении целого года.

S. L. Weiss и A. M. Schmutz (1999) изучали рост, выживаемость и миграции форели S. trutta, выпущенной из инкубатора в ручьи. Через 12 месяцев в разных водоемах в живых осталось лишь 1–19% от поголовья выпущенной на волю молоди. Молодь из природной популяции на первом году жизни имела более высокую выживаемость — от 13 до 52%. При этом ученые не установили влияния искусственно инкубированной рыбы на размеры природных популяций и биомассу аборигенов.

25.4. ВЫБОР МЕСТА ДЛЯ РЕИНТРОДУКЦИИ ЖИВОТНЫХ

Перемена места жизни сама по себе выступает сильным стресс-фактором для любого индивидуума. Реинтродукция практически всегда предполагает перемещение животных из бедной на внешние раздражители среды обитания в более богатую на события и окружение среду. Поэтому выбор места реинтродукции животных должен иметь научное обоснование. В расчет должны быть приняты все обстоятельства: наличие кормовых ресурсов, наличие (отсутствие) хищников и опасности другого рода, возможность использования убежища, если в нем животное нуждается, природно-климатические условия и др.

Van der Meeren (2000) отмечает, что молодь искусственно выращенных омаров проявляет особую уязвимость в первые несколько часов после ее перемещения в природную среду. В этом возрасте омары имеют множество врагов. К тому же искусственное выращивание животных не формирует у них навыков использования укрытий. Поэтому молодь омаров следует выпускать в таких местах, которые на некоторое время отгорожены от потенциальных врагов. Кроме того, это место должно иметь множество укрытий — скалистое дно, камни, ракушки. На гладком песчаном дне

омары становятся легкой добычей хищников. Существенно повышает шансы молоди омара на выживание и специально устроенная защита — экраны, колпаки. В течение нескольких часов молодые омары приобретают навыки использования укрытий.

Аналогично обстоит дело и с реинтродукцией молоди фазана из инкубаторов и питомников. Технология искусственного воспроизводства фазана широко применяется в Европе с целью последующей реинтродукции птиц, являющихся одним из объектов разрешенной охоты. Инкубаторские цыплята фазана достаточно быстро адаптируются к жизни на воле. Однако когда их выпускают на открытые пространства, они становятся легкой добычей хищных птиц, лисиц, норок, куниц и других хищников. Выпуск цыплят в местах, где имеются заросли кустарника, обеспечивает высокую сохранность птицы.

25.5. ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ АДАПТАЦИЯ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ РЕИНТРОДУКЦИИ

Практический опыт свидетельствует, что подготовка животных для реинтродукции должна включать элементы акклиматизации. В условиях средней полосы успешно вводятся в культуру растительноядных рыб — толстолобиков и амуров с Дальнего Востока. Выращивание производителей и воспроизводство молоди этих рыб проводят в искусственных условиях рыбопитомников в южных регионах нашей страны. При зарыблении водоемов, расположенных в северных областях, полиэтиленовые пакеты с молодью растительноядных рыб помещают в водоем для выравнивания температуры. Далее воду из местного водоема подмешивают в пакет с личинками рыб до полного ее замещения и лишь затем молодь выпускают в водоем. Подготовительные процедуры занимают всего несколько часов. Однако этого достаточно, чтобы личинки адаптировались к температуре и составу воды своего нового места жительства. Без предварительной подготовки большая часть личинок погибает от температурного, химического или осмотического стресса сразу после выпуска в водоем либо чуть позже вследствие развития вторичных патологий. При реинтродукции взрослых рыб большое значение имеет предварительная адаптация к новой кормовой базе.

Некоторые виды животных, включая рыб, нуждаются в продолжительной предварительной подготовке, предшествующей процессу перемещения в новые условия. L. J. Jonssonn et al. (1999) часть выращенной в искусственных бассейнах кумжи (S. trutta) выпускали в ручьи без предварительной адаптации, а часть рыб в течение 6 дней выдерживали в садках, размещенных в водоемах, предназначенных для последующего зарыбления. Через 2 месяца контрольный облов показал, что основу популяции искусственно выращенной рыбы составляли особи, прошедшие шестидневную адаптацию. Эти рыбы, кроме того, что были многочисленными, имели лучшие показатели развития и более высокую живую массу.

Для форели предварительная адаптация важна и по другим причинам. Помимо адаптации к иной температуре, химическому составу воды, рыбе необходимо справиться и с быстрым течением воды в ручьях. В питомниках рыбу выращивают в бассейнах, где течение воды отсутствует. Для неподготовленных животных быстрое течение представляет серьезную опасность. Установлено, что молодь салмонид адаптируется к течению воды в ручьях за 1–2 дня.

B. Linley (2001) изучал влияние преадаптации молоди кижуча к морской воде после выращивания в питомнике с использованием пресной воды. После предварительного выдерживания рыбы в садках с морской водой на протяжении 2–5 недель перед реинтродукцией в море выживаемость кижуча возросла на 35%.

Пищевая адаптация для многих видов имеет определяющее значение, но зачастую требует много времени и сил от людей, выполняющих эту работу. На адаптацию золотистых тамаринов (Leontopithecus rosalia) к естественным кормовым средствам уходит от 6 до 18 месяцев.

Процедуру предварительной адаптации традиционно проходят и птицы, предназначенные для реинтродукции и выращенные в питомниках. В случае с птицами важно, помимо климатической преадаптации, плавно перевести их на естественные корма. По данным L. Meyers и R. Miller (1992), реинтродукция молодняка белого орла (Haliacetus lencocephalus) вообще невозможна без предварительной пищевой адаптации, которая в силу специфики пищевого спектра птиц в природе представляется крайне трудоемкой. Без предварительного научения выращенный в неволе орел в природных условиях не узнает объекты, на которые охотятся его дикие соплеменники. Поэтому птица погибает от голода даже в непосредственной близости от своей потенциальной жертвы.

Успех реинтродукции многих видов животных зависит от предварительной пищевой адаптации. Это доказано успешными работами по реинтродукции журавлей, мускусного быка, ряда представителей семейства кошачьих.

25.6. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕАДАПТАЦИИ ЖИВОТНЫХ К ЕСТЕСТВЕННОЙ КОРМОВОЙ БАЗЕ

В искусственных условиях животные получают готовые корма и, следовательно, от них не требуется особых усилий для поиска, поимки и потребления корма. После длительного содержания в неволе животные утрачивают и в дальнейшем не имеют возможностей для приобретения или тренировки пищедобывающего поведения, необходимого для жизни в природных биотопах.

Исследования, проведенные на серой куропатке, выращенной в питомнике, показали, что без специальной преадаптации перед выпуском на волю птица в течение первых 7–10 дней сильно теряет в весе из-за недоедания. Кроме того, у выпущенных на волю куропаток выявлены низкие коэффициенты переваримости питательных веществ, входящих в состав природных кормовых средств. По мере развития адаптационных процессов у птиц отмечали увеличение массы мускульного желудка. Однако даже спустя 6 недель с момента начала реинтродукции масса желудка у куропаток из дикой популяции оставалась выше. F. T. Liukkonen-Antila et al. (1999) заключают, что для пищевой адаптации серой куропатки необходим период не менее 6 недель. Комбикорма для птиц содержат значительно меньше клетчатки, чем корма, доступные им в дикой природе. Поэтому куриные, выращенные в неволе, имеют более короткий желудочно-кишечный тракт и менее развитый мускульный желудок по сравнению с дикими птицами. В случае с серой куропаткой, по крайней мере частично, смертность птицы в природе объясняется общим истощением животных вследствие неспособности их измененного желудочно-кишечного тракта обеспечивать надлежащий уровень переваривания естественных кормовых средств в природных биотопах.

Для животных, занимающих специфические пищевые ниши или использующих особые приемы пищедобывания, жизненно важно уметь распознавать и находить пищевые ресурсы. Например, эффективность реинтродукции черноногого хоря определяется его предварительной адаптацией к питанию живыми грызунами. По наблюдениям L. E. Vargas и W. N. Anderson (1999), для хоря нужен ранний контакт с животными, которые в природных биоценозах составляют основу рациона хищника. Так, хори, которым в клетки пускали живых хомяков с раннего возраста, на воле ловили и поедали больше грызунов

и, соответственно, лучше развивались и быстрее набирали живую массу. Аналогичное заключение было сделано и относительно хорей, содержавшихся в клетке и получавших корм в виде живых луговых собачек. Выпущенный на волю зверек сразу же демонстрировал большую ловкость при охоте на луговых собачек, что обеспечивало хорошую приживаемость реинтродуктов в естественных биоценозах. Более результативным был вариант преадаптации, предполагавший ранний контакт хорей именно с живыми хомяками и живыми луговыми собачками.

Проблема пищевой преадаптации имеет и еще одну важную составляющую — предсказуемость появления пищи. Те же Vargas и Anderson (1999) установили, что лучше других адаптируются к природной среде те хищники, которые в неволе имели опыт общения с живыми грызунами, но появление которых в клетке было *непредсказуемо*. Другими словами, грызунов вводили в клетку или манеж в разное время, в разных местах, в замаскированном виде.

В искусственных условиях кормление животных всегда предсказуемо: кормление ассоциируется с появлением человека в определенное время, в определенном месте и сопровождается определенными запахами и звуками. В природе удовлетворение пищевой потребности животных непредсказуемо по времени и по месту. Жертва возникает в поле зрения хищника неожиданно. Да и ее появление не дает абсолютной гарантии насыщения. Результативность охоты хищника крайне низка. Чаще жертве удается спастись, а хищник остается голодным.

G. Csermely (2000) выпускал на волю ручных ушастых сов (Asio otus) после их тренировки ловить лабораторных мышей. Однако это не способствовало выживанию птиц в природных условиях. Совы погибали от голода, поскольку не распознавали и не проявляли интереса к тем мелким грызунам и птицам, которых они видели впервые на воле.

Проблем пищевой преадаптации не существует в случае с реинтродукцией травоядных животных. Эти животные чаще всего нетребовательны к видовому составу кормовых растений и не проявляют особых видотипичных приемов пищедобывающего поведения.

Однако при работе с некоторыми растительноядными животными все-таки возникают трудности, которые не всегда удается преодолеть. Виды, питающиеся фруктами, орехами и семенами определенных растений, легко адаптируются к природному рациону еще в неволе. Однако в неволе трудно сформировать у животных поисковую активность на эти кормовые средства. По сообщению D. Y. Castro et al. (1998), предварительное приучение обезьяны желтополосого тамарина к рациону, который ей доступен в естественной среде обитания, не снижает высокой смертности животных в процессе реинтродукции. У животных, выращенных в неволе, остается недоразвитым пищедобывающее поведение. Для подобных видов животных необходимо разрабатывать специальные методики преадаптации с целью формирования у них навыков поиска и добывания необходимых кормовых средств.

Предварительная адаптация животных перед реинтродукцией не во всех случаях гарантирует успех дела. По данным K. V. Beck et al. (1991), 41% перемещенных в естественную среду обитания золотистых игрунков (L. rosalia) погибают после предварительной адаптации, которая заключается в приучении животных к естественному ландшафту и специальной тренировке пищедобывающей активности.

T. N. Biggins et al. (1998) занимались реинтродукцией особей малочисленного вида хорька (M. nigripes) в трех штатах США. Этот вид животных находится на грани исчезновения. Поэтому его искусственное воспроизводство с последующей реинтродукцией представляется актуальной проблемой. Часть выпущенных хорьков подвергали предварительной преадап-

тации. Животных при клеточном содержании кормили раз в неделю живыми хомяками и тушками луговой собачки. Часть животных выращивали в больших манежах (до 280 м^2) вместе с колонией луговых собачек. Кроме того, в манеж регулярно подкладывали трупы луговых собачек. После выпуска в прерии за хорями продолжили наблюдения. Оказалось, что выживаемость животных, выращенных в манеже, была выше на протяжении первого года их жизни на воле. В первый месяц реинтродукции выживаемость хорьков из манежей составила 30%, а хорьков из клеток — лишь 11%. В течение года, несмотря на мероприятия по предварительной адаптации, 98% животных, выращенных в клетках, погибли. Выращенные в клетках хорьки на воле проявляли повышенную двигательную активность, чем привлекали к себе внимание койотов. Преадаптация в условиях манежа научила животных затаиваться. Это позволило повысить выживаемость хорьков к концу года до 20%.

В лаборатории T. N. Biggins et al. (1998) сравнивали выживаемость черноногого хоря при разных схемах выращивания и преадаптации к природной среде обитания. Реинтродукции подвергли хорей: а) рожденных и выращенных в больших открытых манежах, б) рожденных в клетках, но переведенных в возрасте 60–90 дней вместе с матерями в открытые манежи, в) рожденных в клетках, но переведенных для преадаптации в открытые манежи в возрасте старше 90 дней. Оказалось, что выживаемость хоря этого вида положительно коррелировала с продолжительностью преадаптации молодняка к открытым пространствам в манежах.

В той же лаборатории изучили и влияние пищедобывающей преадаптации животных на результативность реинтродукции. Исследователи испытали три схемы выращивания и кормления черноногих хорей. В первом варианте животных выращивали в клетках (1,5 м^2) и кормили живыми хомяками + мертвыми луговыми собачками. Во втором варианте хорей выращивали в клетках, но кормили исключительно живыми хомяками и живыми луговыми собачками. Третий вариант предполагал выращивание хорей в больших манежах (80 м^2) с норами на территории колонии луговых собачек. Ученые заключили, что выращивание хорей в клетках не годится, если предполагается реинтродукция животных в прерии. Выращенные в клетках хори на воле проявляли очень высокую двигательную активность. За первые 12 часов 77% выпущенных животных покинули то место, где их выпустили, и переместились более, чем на 7 км. Через 72 часа животные распространились на расстояние свыше 20 км. Причем животные ушли и на участки со скудными кормовыми ресурсами. В результате животные первых двух вариантов эксперимента вскоре погибли от голода, жажды и хищников.

Животные, выращенные в открытых манежах с готовыми норами совместно с колонией луговых собачек, после выпуска на волю не проявили такой высокой мобильности, как животные, выращенные в тесных клетках. Большая часть хорей, выращенных в открытых манежах, выжила и адаптировалась к естественной среде обитания. Они с готовностью использовали чужие норы для укрытия от опасности и не удалялись от найденного убежища. К тому же, рано приобретенный опыт охоты на луговых собачек позволил животным этого варианта опыта быстро найти свою пищевую нишу в прериях и органично вписаться в естественный биотоп.

Отмечено положительное влияние даже кратковременной преадаптации выпускаемых на волю животных. Как правило, животные, подлежащие реинтродукции, подвергаются отлову, погрузке, транспортировке и выгрузке на новом месте жительства. Все эти процедуры переносятся животными тяжело. Фактически выпущенные на волю животные пребывают в состоянии

глубокого стресса после транспортировки. Такое состояние делает животных легкой добычей хищников и не способствует быстрой адаптации к новой среде обитания. Поэтому предварительная непродолжительная адаптация животных после транспортировки на новое место жительства — чрезвычайно полезное мероприятие, которое выводит животных из состояния транспортного стресса.

25.7. ЗНАЧЕНИЕ ВОЗРАСТА ЖИВОТНЫХ, ПРЕДНАЗНАЧЕННЫХ ДЛЯ РЕИНТРОДУКЦИИ

Молодые животные при выращивании в искусственных условиях имеют меньше времени для привыкания к неволе. Это облегчает животным задачу приспособиться к новым условиям жизни на воле. Взрослые животные, прожившие всю свою жизнь в искусственных условиях, на воле тяжелее адаптируются к природной среде. Однако они могут демонстрировать более низкую смертность, поскольку физически менее уязвимы. Поэтому при выборе возраста реинтродукции приходится учитывать эти особенности животных разных возрастов. Успешность операции возможна и в первом, и во втором случае. Например, Y. M. Sarrazin и D. N. Legendre (2000), сравнивая эффективность реинтродукции грифа (Gyps fulvus) в разном возрасте, приходят к выводу, что взрослые птицы лучше приживаются в природной среде. Авторы разработали и успешно реализовали программу репродукции и реинтродукции грифа и восстановили его популяцию на юге Франции.

Однако можно привести и примеры успешной реинтродукции молодых животных. Так, в отечественном рыбоводстве традиционно хорошие результаты реинтродукции осетровых, лососевых и растительноядных рыб получают, когда водоемы зарыбляют именно молодью из рыбопитомников. E. Kristiansen (2000) отмечает более эффективную реинтродукцию подращенной молоди атлантической трески по сравнению с реинтродукцией на стадии личинки или крупных рыб в более зрелом возрасте. У личинок в открытом море слишком много врагов. Крупные особи, выращенные в питомнике, демонстрируют низкую адаптивную пластичность.

Серьезной проблемой восстановления популяций диких животных служит способность (или неспособность) реинтродуцированных особей конкурировать с животными из диких популяций. Выпущенные на волю животные, помимо всего прочего, должны выдерживать конкуренцию не только за пищу, но и за жизненное пространство, комфортные ниши обитания, половых партнеров. От их конкурентоспособности зависит их собственная жизнь и репродукция.

A. K. Deverill et al. (1999) изучал конкурентные отношения между популяцией молоди ручьевой форели, выращенной в искусственных условиях, и сверстниками из числа аборигенов. Оказалось, что молодь из инкубатора чаще инициировала конфликтные ситуации (34% против 22% случаев). Однако конфликтов с тяжелыми последствиями у диких сверстников было больше. Молодь из природной популяции имела более высокие темпы роста. Возможно, что искусственно выведенная рыба хуже росла и развивалась из-за резкой смены состава рациона. В инкубаторе молодь получала высокопитательный насыщенный энергетическими компонентами рацион. В ручье, куда рыбу выпустили с целью реинтродукции, основу рациона составляли мотыль и другие бентосные организмы. Причинами относительной пищевой пассивности и социальной неадекватности форели из рыбопитомника авторы считают скученность молоди при содержании в рыбопитомнике, постоянную доступность корма и бедную окружающую среду в инкубаторе.

Интересны конкурентные отношения половозрелых подобранных по живой мас-

се реинтродуктов с представителями природных популяций в период размножения. R. Berejikjan et al. (2001) установили, что половозрелые самцы дикого кижуча при формировании нерестовых пар доминируют над самцами из рыбопитомника в 79% случаев. В 86 случаях из 100 доминировали в аналогичных условиях и самцы лосося из природных популяций. Авторы соглашаются с тем, что причины недостаточной конкурентоспособности самцов, выращенных в рыбопитомнике, кроются в обедненной среде инкубатора, которая не способствует формированию полового поведения у самцов. На фоне представителей диких популяций самцы из рыбопитомника имели недоразвитые вторичные половые признаки.

По мнению многих исследователей, из-за недоразвитости некоторых морфологических структур у животных при искусственном выращивании имеет место и функциональная отсталость, которая сказывается и на формировании поведения животных при их реинтродукции в природные биотопы. Это серьезный недостаток для реинтродуктов. Успешная реинтродукция возможна при условии, что объект, выращенный в искусственной среде, обладает навыками пищедобывания, умеет ориентироваться в естественной среде, находить убежище и уклоняться от хищников, а также обладает навыками социального поведения. Только физически сильные особи чувствуют себя комфортно в сложной и богатой внешними стимулами среде, т. е. имеют качества, не являющиеся жизненно необходимыми в условиях, контролируемых человеком.

T. H. McDonald et al. (1998) изучали физические возможности сеголетков атлантического лосося из природных популяций и сеголетков, выращенных в рыбопитомнике. Дикие особи демонстрировали более высокие силовые показатели и показатели выносливости. У них отмечена способность к быстрому восстановлению запасов гликогена в мышцах после физических нагрузок (сопротивлению сильному току воды). Представители диких популяций имели и более высокую устойчивость к заморным условиям.

В то же время большая живая масса животных далеко не всегда гарантирует лучшую адаптацию к природным условиям жизни. При выращивании в искусственной среде высокие приросты живой массы могут быть результатом избыточного кормления, ограниченной подвижности и ожирения животных. В этом случае плохо тренированная мышечная масса не может обеспечить необходимой реактивности и общей подвижности животному. Анализ структуры мышечной ткани животных, выращенных в неволе, показывает, что она не оптимальна с точки зрения возлагаемых на нее в природе функций. Например, у диких куропаток P. perdix абсолютная масса грудной мышцы, количество мышечных волокон и площадь поперечнополосатых сегментов были достоверно меньше, чем у птиц из питомника.

Иногда выращивание в неволе идет на пользу животным, предназначенным для реинтродукции. Аллигаторы, выведенные из яиц, которые были собраны в исторических местах обитания этих животных, после реинтродукции в болота Луизианы росли быстрее, чем их местные дикие сверстники.

Другие исследователи обнаружили, что недоразвитие поведенческих стереотипов у животных в условиях изолированного выращивания является причиной плохого роста и высокой смертности при их реинтродукции. J. D. Sharp et al. (1998) наблюдали высокую смертность выращенных на ферме рябчиков B. umbellus после их переселения на волю. Половина выпущенных птиц погибала в первую неделю. В последующем от хищников погибли почти все птицы.

W. O. Munakata et al. (2000) сообщает, что гибридная форель (Oncorhynchus rhodurus × Oncorhynchus mason) из инкубатора в первые дни после выпуска на волю

погибает из-за отсутствия у нее навыков охоты. В первую неделю наполненность желудка у рыб из питомника была существенно ниже, чем у сверстников из природной популяции. Более того, содержимое их желудков было представлено детритной массой. Только спустя две недели наполненность желудков и состав желудочного содержимого у реинтродуктов и аборигенных рыб стали одинаковыми. У выпущенных на волю рыб концентрация гормона роста достоверно повышалась в первый день и оставалась на высоком уровне в течение трехмесячного периода. Считается, что причиной изменения гормонального профиля у реинтродуктов служит резко возросшая физическая активность и активность нервной системы в богатой внешними раздражителями среде.

Молодь трески, полученная искусственным способом и подращенная на искусственных кормах, использует совершенно иную стратегию охоты по сравнению с дикими сверстниками. Молодь из рыбопитомника долго преследует свою жертву. Дикие сверстники применяют приемы скрытного приближения, затаивания и внезапного броска на жертву. Стратегия быстрого преследования была эффективна в искусственных бассейнах рыбопитомника, где у рыб из-за высокой плотности посадки возникала конкуренция за гранулы комбикорма. В природе животным пришлось переучиваться. Приобретенные в неволе навыки пищевого поведения в естественной среде оказались абсолютно нерезультативными в сравнении с навыками пищедобывания конкурентов — очень подвижных и использующих укрытия бычков. Более того, длительное преследование демаскировало самого охотника (треску), который, в свою очередь, превращался в доступную жертву для более крупных морских хищников.

B. Y. Dieperink et al. (2001) сравнивали уязвимость молоди тайменя, выпущенной из питомника во фьорды западной части Балтийского моря. В опыте наблюдали за 50 особями из питомника и 50 особями из дикой популяции. Рыбам внутрибрюшинно имплантировали миниатюрный радиопередатчик, который позволял круглосуточно отслеживать поведение животных. Было установлено, что уже в первый день 77% выпущенной на волю молоди были отловлены хищными птицами. Среди особей из дикой популяции потери составили только 40%. Рыба из питомника оказалась более доступной для хищников, поскольку проявляла меньшую подвижность, меньшую осторожность, хуже сопротивлялась току воды и держалась у поверхности водоема. Последнее обстоятельство было особенно рискованно. В питомнике гранулы комбикорма задавали сверху и рыба привыкла держаться у поверхности бассейнов. К тому же, она не реагировала на опасность, исходящую сверху, поскольку в рыбопитомнике стимулы, исходившие с поверхности воды, имели положительное подкрепление. Дикие сверстники тайменя держались у дна, поэтому реже атаковались чайками.

Поскольку чаще для реинтродукции и интродукции используют животных раннего возраста, то природная среда в первое время служит для них источником различного рода смертельных опасностей. Поэтому в программах подготовки реинтродукции или интродукции присутствуют разделы преадаптации животных к встрече на воле с наиболее вероятными врагами.

25.8. ПРЕАДАПТАЦИЯ ЖИВОТНЫХ К ПОТЕНЦИАЛЬНЫМ ВРАГАМ

У многих видов животных распознавание и тем более поведение уклонения от потенциальных врагов не является врожденным признаком. Поэтому для таких животных раннее постнатальное научение распознавания опасности является жизненно необходимым приобретением. Однако

выращивание животных в искусственных условиях, как правило, полностью исключает контакт молоди с потенциальными врагами. Поэтому на воле животные из питомника представляют собой легкую добычу для хищников. Следовательно, прежде чем производить выпуск животных в природную среду, их необходимо научить распознавать хищника и выработать навыки эффективной защиты.

Наиболее беззащитной перед опасностью в естественной среде выглядит молодь рыб. Зачастую для реинтродукции используют личинок, которые лишены даже способности активно двигаться и, следовательно, хоть как-то уклоняться от опасности. Поэтому именно ихтиологи разработали массу приемов обучения молоди рыб распознавать опасность и уклоняться от нее. Предлагаемые методики дают ощутимый результат при реинтродукции редких и исчезающих видов, воспроизводство которых осуществляется в инкубаторах. Без предварительной подготовки молоди к выпуску на волю успех реинтродукции вызывает сомнения. Выпущенная на волю молодь таких видов, как камбала паралихт, чавыча, форель Кларка, атлантический лосось и атлантический осетр, погибает уже в первые часы. Молодь становится легкой добычей чаек, хищных рыб, крабов и даже крупных насекомых и их личинок.

Существуют несложные приемы научения молоди распознавать хищников, прежде чем она будет выпущена в естественные водоемы. A. S. Kellison et al. (2000) показали, что если перед выпуском молоди камбалы демонстрировать в течение 24 часов голубого краба, то рыба научается распознавать хищника. Потери рыбы на воле в первые часы реинтродукции заметно сокращаются. Однако они остаются все-таки большими на фоне потерь, которые имеются среди рыб из природных популяций камбалы.

Подращивание молоди салмонид в выростных прудах с земляными и каменистыми участками дна существенно повышает выживаемость рыбы при ее пересадке в природные водоемы. R. K. Tipping (2001) изучал результативность реинтродукции форели O. clarki в море после 1-месячного или 4–7-месячного подращивания молоди в прудах. Продолжительная преадаптация рыбы в прудах с открытым доступом для хищных птиц обеспечила более высокую эффективность (+31%) ее последующей реинтродукции в море. У рыб в открытых для птиц прудах рано формировались навыки распознавания и уклонения от опасности. В процессе преадаптации в прудах молодь рано научалась приемам маскировки и пищедобывания на разных грунтах.

Установлено, что молодь стальноголового лосося из рыбопитомника слабо реагирует на хищников. R. L. Berejikian et al. (1999) сообщают, что у молоди чавычи из рыбопитомника быстро вырабатывается условно-рефлекторная реакция избегания хищника (его роль играла форель Кларка), если предъявлению хищника предшествовало искусственное травмирование чавычи. Кайромоны хищной рыбы в сочетании с химическими сигналами тревоги (экстракт эпителия чавычи) формировали у молоди чавычи реакцию тревоги и замирания.

A. K. Brown и T. B. Smith (1998) обучали ручьевую форель распознавать хищника (щуку) при помощи химических веществ. Обыкновенно инкубаторская молодь форели в щуке не видит опасности. Сочетание экстракта кожи форели и щуки с предъявлением самого хищника быстро приводит к формированию у форели чувства тревоги. Эта реакция рыбы очень стойка и сохраняется в течение 3 недель даже без подкрепления. Причем реакция распознавания хищника по кайромону передается от обученных рыб к необученным.

Научение распознавания опасности актуально не только для рыб, предназначенных для интродукции. Реакция избегания

опасности не является наследуемой и у многих видов птиц и млекопитающих. G. D. Ellison et al. (1978) разработали способ научения распознавать хищников для перепела Colinus virginianus ridgwayi, выращенного в искусственных условиях. За 2 недели до реинтродукции птиц начинали пугать собакой, ручным ястребом и людьми. Молодь перепела быстро усвоила признаки опасности. У птиц выработалась реакция затаивания при появлении источника опасности еще на расстоянии. Наибольший эффект дала тренировка птицы при помощи собаки.

E. C. McLean et al. (1999) проводили работы по интродукции редкого вида австралийского дрозда Petroica australis, который лишен врожденного свойства узнавать своих врагов. В результате учеными была разработана специальная методика преадаптации птицы. Они предложили модели хищников, при помощи которых у молоди дрозда быстро формировались навыки распознавания хищников как в лабораторных условиях, так и в природе. В качестве моделей были использованы чучела домашней кошки и хоря, которые предъявляли птице в сочетании с записанными на магнитофон звуковыми сигналами тревоги австралийского дрозда. Сформированная реакция тревоги на присутствие хищников была очень стойкой. Птицы затаивалась и маскировалась до тех пор, пока модели не убирали из поля их зрения.

G. J. Slaugh et al. (1992) обнаружили, что выживаемость выпущенных на волю куропаток существенно возрастает после их предварительной тренировки на хищника в 4-недельном возрасте. Подготовка молодой птицы заключалась в том, что дважды в неделю в вольеры с молодыми и взрослыми куропатками помещали чучело ястреба и проводили по вольеру собаку. Во время демонстрации собаки и чучела ястреба у молодняка куропаток вырабатывался условный рефлекс на эти раздражители как источники потенциальной опасности, поскольку при их появлении взрослые куропатки издавали звуковые сигналы тревоги. Важно отметить и то, что птицы, которые после выклева не запечатлевались на человека (контакт с человеком был исключен), проявляли большую настороженность к человеку в природных условиях после реинтродукции.

Животные легко адаптируются в природной среде, если их подготовка основывается на врожденных защитных механизмах и предрасположенности к научению. Животные быстро формируют реакции самосохранения при контролируемых контактах с хищниками и при предъявлении им ключевых сигналов опасности, исходящих от более опытных соплеменников. Однако следует помнить, что преадаптация к хищникам без физического с ними контакта со временем вызывает развитие привыкания. Социальное научение особенно эффективно для животных, ведущих групповой образ жизни, и животных с длинным периодом родительской опеки. H. D. Griffin et al. (2000) подчеркивают, что работа по формированию у животных навыков распознавания и уклонения от хищников упрощается, когда натренированные на хищника особи служат моделями для подражания у молодых неопытных особей, предназначенных для реинтродукции.

25.9. ВЛИЯНИЕ СТЕПЕНИ ПРИРУЧЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ НА ИХ ВЫЖИВАНИЕ В ДИКОЙ ПРИРОДЕ

Прирученность животных зачастую создает трудно решаемые проблемы для животных при их последующей реинтродукции. В отношении некоторых видов крайне важно в раннем постнатальном развитии обеспечить контакт детенышей с родителями. S. J. Hill и T. O. Robertson (1988) показали, что ручное выхаживание фазана (P. colchicus) не способствует формиро-

ванию у птицы приемов защиты от опасности, включая хищников. Молодь, выращенная в питомнике с матерью, гораздо осторожнее относится к посторонним предметам и безошибочно распознает своих врагов (лису, собаку, хищных птиц). Аналогичные выводы были сделаны и другими исследователями, занимавшимися реинтродукцией диких гусей (Branta sandivicensis), серой куропатки (P. perdix) и дрофы (Chlamydotis undulate).

Однако не всякая мать обеспечивает молодняк необходимым для самостоятельной жизни на воле опытом самосохранения. Например, эффективность реинтродукции выращенных в неволе матерью фазанят зависит от того, имела ли наседка собственный опыт жизни в природных условиях. Точно так же малоэффективно и выращивание фазанят суррогатной матерью — курицей-наседкой. Однако использование в качестве суррогатной матери для искусственно выведенных фазанят неродственной самки с сильной материнской доминантой эффективно. Такая самка успешно обучает своих приемных детей многим способам самосохранения и пищедобывания.

Интересный опыт накоплен учеными, разрабатывавшими технологию восстановления численности канадского журавля (Grus canadensis). Искусственное воспроизводство птиц этого вида не представляет большого труда. В неволе птицы спариваются, самки откладывают оплодотворенные яйца, из которых в инкубаторе выклевываются здоровые птенцы. Но инкубаторские журавли оказываются абсолютно не приспособленными к жизни в естественной среде обитания. Многие стереотипы пищедобывающей активности, а также распознавание опасности не являются генетически детерминированными. Они перенимаются птенцами от родителей в раннем онтогенезе. Кроме того, для журавлят раннего возраста характерен жесткий импринтинг, который происходит в условиях питомника не на родителей, а на человека.

Для успешной реинтродукции искусственно выращиваемых журавлей в питомниках приняты некоторые правила. Во-первых, сразу после выклева птенцам необходимо предъявлять модели взрослых журавлей с соответствующим звуковым сопровождением. Во-вторых, с раннего возраста птенцов следует кормить естественными кормовыми объектами, а не птичьим комбикормом. В-третьих, обслуживающий персонал не должен попадать в поле зрения птенцов, а в неизбежных ситуациях следует пользоваться специальными маскировочными костюмами.

При такой технологии выращивания все выпущенные на волю птицы сразу же начинали проявлять интерес к своим диким соплеменникам. У них не возникало трудностей с узнаванием и добыванием пищи. В течение 30 дней искусственно выращенные журавли вливались в состав стаи диких журавлей.

P. E. Ellis et al. (2000) сообщают, что журавли, выращенные «костюмированным» обслуживающим персоналом, проявляли большую осторожность при встрече с людьми. Их выживаемость в дикой природе не отличалась от уровня выживаемости журавлей, которых в питомнике выращивали родители. Подсчет показал, что через год после выпуска на волю сохранилось 77% журавлей, выращенных людьми, и 68% журавлей, выращенных в условиях питомника родителями.

К разряду обязательных исследователи относят такие особенности лабораторного выращивания, как сопровождение костюмированных контактов человека с журавлятами криками взрослых журавлей, записанных на магнитофон. Обучение журавлят пищедобывающей активности необходимо проводить с использованием таксодермической головы взрослого журавля с клювом. Преадаптация молодых журавлей включает также периодические контакты со взрослыми особями, желательно с опытом жизни в природных условиях.

Интересно отметить, что выживаемость журавлей, выращенных в неволе родителями, повышалась в случае, когда их выпускали на волю вместе с журавлями, выращенными суррогатными костюмированными родителями (человеком). Журавли от суррогатных родителей проявляли бóльшую осторожность к факторам внешней среды (человек, хищники, автомобили), что передавалось и птице, выращенной настоящими родителями.

Костюмированное выращивание животных в искусственных условиях для дальнейшей реинтродукции не всегда безусловно полезно. По данным H. K. Meretsky et al. (2000), костюмированное выращивание птенцов кондора (G. californianus) обеспечивает хорошую приживаемость птиц в естественных биоценозах. Однако такие птицы менее осторожны в отношениях с человеком по сравнению с аналогами, выращенными в питомнике родителями. На протяжении двенадцатилетнего периода кондоры, выращенные человеком, проявляли повышенный интерес к человеку и человеческому жилью. Некоторые птицы брали корм из рук незнакомых людей, наносили повреждения постройкам в населенных пунктах. Поэтому специалисты по реинтродукции крупных хищных птиц считают, что их искусственное воспроизводство должно основываться на методе с применением родителей в ранний постнатальный период развития птенцов.

По заключению большинства специалистов, соплеменники из диких популяций оказывают положительное влияние на прирученных человеком животных, подлежащих реинтродукции. Этот прием преадаптации к жизни на воле дал хороший результат при работе с фазаном и куропатками. Ручные птицы быстро научаются у своих диких сверстников распознавать врагов, добывать пищу. Они становятся более осторожными при появлении незнакомых объектов и научаются эффективным приемам маскировки. Птицы рано замечают человека и затаиваются при внезапном появлении охотника. В результате выживаемость птицы в дикой природе резко возрастает.

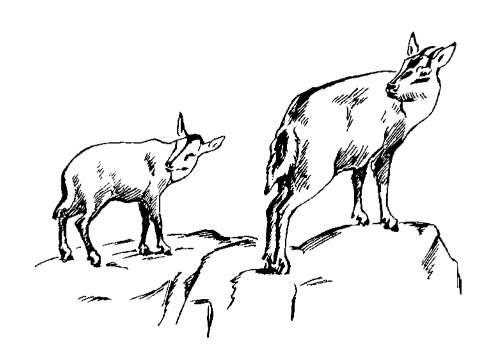
Дополнительные трудности для успешной реинтродукции животных создают паразиты и болезни, распространенные среди животных в составе природных биоценозов. Для реинтродуктов, выросших в тепличных условиях, смертельную опасность представляют инфекции и инвазии, распространенные среди диких животных. В свою очередь, реинтродукты могут быть источником заболеваний, отсутствующих в естественных популяциях животных. Так, в водоемах Норвегии отмечали необычайно высокую смертность лососевых рыб. Анализ причин этого явления показал, что рыба была поражена бактериями Aeromonas salmonicida. Источником инфекции в природных водоемах послужили реинтродукты из рыбопитомников. Ранее этот вид инфекции в водоемах страны не встречался.

Однако реинтродукты могут оказывать и положительное влияние на санитарно-эпизоотическую обстановку в пределах естественных биотопов. Иммунизация и противопаразитарная обработка животных накануне реинтродукции оздоравливает дикие популяции животных. R. B. Jones (1966) сообщает, что свободные от паразитов популяции оленей карибу на Алеутских островах удалось создать путем выращивания в неволе оленят, отловленных на Аляске.

Таким образом, реинтродукция животных представляется процессом, успешность которого зависит от того, какие поведенческие навыки выработал человек у животных в процессе их подготовки к возвращению в природные биотопы.

ЧАСТЬ ШЕСТАЯ

ОСНОВЫ БЛАГОПОЛУЧИЯ ЖИВОТНЫХ







Термин «благополучие животных» является дословным переводом с английского «animal welfare». Это название самостоятельной научной дисциплины, которая преподается будущим биологам, зоотехникам и ветеринарным врачам на протяжении последних 30–40 лет в крупнейших университетах и колледжах развитых стран. В Великобритании, Германии, Дании, Скандинавии, США, Австралии, Новой Зеландии и других странах созданы самостоятельные институты, факультеты, колледжи и кафедры, которые занимаются научными разработками в этой области и преподаванием студентам дисциплины «благополучие животных».

Историческая справка. На формирование этой области человеческих знаний в самостоятельную науку ушло не менее 400 лет. Общепризнано, что раньше других озадачились проблемой защиты животных и достигли наибольшего прогресса, как в части теории, так и применения теории на практике, англичане. Вероятно, они первыми пришли к мысли (и оформили эти мысли законодательно) о моральной ответственности владельца животных и необходимости учитывать интересы и права животных. Английские переселенцы на территории современного штата Массачусетс (колония Массачусетса) еще в 1641 г. приняли закон, по которому (ст. 92) «никто не имеет права осуществлять тиранию или жестокость по отношению к животным, окружающим человека»[103].

В Великобритании законодательные инициативы, регулирующие взаимоотношения человека с животными, появились еще 300 лет назад. Однако только в 1822 г. парламент Великобритании принял закон, запрещающий жестокое обращение с лошадьми и крупным рогатым скотом. В 1835 г. принцесса Виктория стала патронессой Общества противодействия жестокости по отношению к животным (Society for Prevention of Cruelty to Animals), которое впоследствии трансформировалось в Королевское общество противодействия жестокости по отношению к животным (RSPCA). Инициативы общества сформировали сильное общественное мнение в стране, вследствие чего Парламент страны принял второй закон, по которому под защиту подпадали все домашние животные без исключения, и отдельно оговаривался запрет на травлю быков, медведей и ставилась вне закона организация боев собак и петухов. В последующие годы усилиями энтузиастов, ученых, общественных организаций и Королевского общества общественное мнение по вопросу защиты животных достигло такого напряжения, что Парламент страны был вынужден принять

[103] Цит. по: *Appleby V. C., Mench J. A., Hughes B. O.* Poultry Behaviour and Welfare. CABI Publishing, 2004.

в 1911 г. специальный закон «Акт защиты животных». Закон предусматривал наказание как за причинение физических страданий животным, так и за психическое издевательство (устрашение, преднамеренный испуг). Закон оговаривал и распространял свое влияние на шесть классов воздействия на животных. Закон запрещал:

1) бить, пинать, хлестать, плохо ухаживать, перегружать работой, пытать физической болью, пугать и терроризировать животных;

2) вызывать неоправданные страдания, производя ненужные действия или не производя необходимых;

3) намереваться причинить и угрожать животным возможными страданиями;

4) выполнять любые операции без должной заботы и гуманности;

5) инициировать драки животных или травлю любого животного;

6) назначать животным отравляющие и повреждающие организм лекарства и химические вещества.

Закон 1911 г. подвергался критике за нечеткость отдельных формулировок и возможность неоднозначного их трактования. Тем не менее именно этот закон оказал сильнейшее воздействие на общественное сознание населения страны и поменял его коренным образом в пользу животных. Этот закон создал условия, в которых жестокое обращение с животными не только морально осуждалось в обществе, но и становилось экономически нецелесообразным. Полицейский констебль получал законные права арестовывать фермера или хозяина домашних животных (например, кошки или собаки) до выяснения обстоятельств дела. При этом уход за животными на период разбирательства перепоручался третьим лицам. Суд в случае доказанного следствием нарушения ответчиком национального законодательства конфисковывал животных, штрафовал хозяина или лишал его свободы. Но даже в случае оправдания владельца животных он нес большие материальные потери, оплачивая уход и содержание животных в период разбирательства. Поэтому в Великобритании даже подозрение на возможное нарушение закона может нанести фермеру (владельцу животного) не только моральный, но и прямой материальный ущерб. Основные положения закона 1911 г., несмотря на все его несовершенство, лежат и в основе современного законодательства Великобритании в части защиты животных.

В США законодательные инициативы по защите животных возникли задолго до того, когда эта страна получила независимость от Великобритании. В 1828 г. парламентом штата Нью-Йорк был принят закон, предусматривающий уголовное наказание за жестокое обращение с животными (R. Garner, 1998). В настоящее время в большинстве штатов США приняты и используются в судебной практике законы, по которым человек может быть привлечен к уголовной и административной ответственности за жестокое обращение и ненадлежащее содержание животных. Однако сложившаяся в этой стране ситуация с защитой животных в настоящее время выглядит по меньшей мере странной. Дело в том, что американское законодательство не распространяется на продуктивных животных. Поэтому положение с благополучием животных в отраслях животноводства в США оставляет желать лучшего: экономические интересы производителей молока, мяса, яиц и прочего задают параметры технологических процессов при выращивании животных, их эксплуатации, транспортировке и убое. Однако общественное мнение в защиту продуктивных животных в этой стране, равно как и требования ученых, оказывает все большее давление на законодательную и исполнительную власть и бизнес. Торговые организации вынуждены обратить внимание на эту проблему, поскольку потребители задают вопросы относительно качества предлагаемой продукции. Американский обыватель своим кошельком голосует за продукцию животноводства,

которая произведена на фермах, использующих щадящие технологии, где не применяются жестокость и грубость при содержании животных. Так, всемирно известная компания быстрого питания McDonald's разработала собственное руководство относительно благополучия животных, выращиваемых на фермах, принадлежащих компании. Скажем, специалисты фирмы определили размер минимального жизненного пространства для кур-несушек в 72 квадратных дюйма, что существенно превышает распространенные в птицеводстве страны нормативы[104].

Законы, защищающие животных, близкие по содержанию английскому закону 1911 г., приняты в Швейцарии, Германии, Франции, Нидерландах, Швеции, Норвегии.

Английское законодательство настолько авторитетно, что законы Великобритании используются Советом Европы в качестве основы для разработки регламентирующих документов в части защиты животных и правил их использования в сельском хозяйстве. Свод рекомендаций по обеспечению благополучия продуктивных животных был принят парламентом Великобритании в составе «Сельскохозяйственного акта 1968 г.». Этот акт дополнялся в последующие годы новыми статьями и положениями.

В 1976 г. в Страсбурге была принята «Европейская конвенция по защите продуктивных животных»[105]. Разделы этих документов, относящиеся к благополучию животных, были положены в основу отдельного документа, получившего название «Инструкции по соблюдению благополучия продуктивных животных 2000»[106].

Последний документ послужил базой при подготовке Советом Европы рекомендаций по ведению животноводства для всех стран, являющихся членами Евросоюза[107]. Статьи «Инструкций» регламентируют все аспекты животноводства (условия содержания, кормления, эксплуатации, лечения и профилактики, транспортировки, убоя животных и др.), выдвигая в качестве приоритетных задач обеспечение благополучия животных на фермах. Действующие «Инструкции» Евросоюза требуют от разработчиков новых методов разведения животных, от конструкторов помещений и оборудования для животноводства — неукоснительного соблюдения прав и удовлетворения потребностей животных. Производители животноводческой продукции, не соблюдающие требования Евросоюза в части обеспечения благополучия животных на фермах, подлежат осуждению с последующими экономическими санкциями со стороны уполномоченных международных организаций.

Современные производители продукции животноводства обязаны обеспечить на своих предприятиях соблюдение «Правила пяти свобод».

1. Свобода от голода и жажды. Животные на любой ферме должны иметь постоянный доступ к воде и корму для поддержания хорошего самочувствия и здоровья.

2. Свобода от дискомфорта. Животные должны находиться в среде, которая предполагает наличие убежища от неблагоприятных природно-климатических факторов и места комфортного отдыха.

3. Свобода от телесных повреждений, боли и болезней. Система содержания животных должна включать механизмы срочной диагностики и лечения животных.

4. Свобода для проявления нормального поведения. Эту свободу гарантирует достаточное пространство, разнообразие

---

[104] *Эстевес И.* Благополучие промышленной птицы // «Яичный мир», 2005. Спецвыпуск. С. 12–15.

[105] European Convention for Protection of Animals Kept for Farming Purposes // European Treaty Series. No 87.

[106] Welfare of Farmed Animals (England) Regulations 2000 (S. I. 2000. No 1870).

[107] Code of Recommendations for the Welfare of Livestock. London, 2002.

среды и возможность контактировать со своими соплеменниками.

5. Свобода от страха и стрессовых потрясений. Условия содержания животных должны исключать психический дискомфорт и страдания животных.

Животноводы, которые приняли к исполнению эти правила, в своей практической деятельности придерживаются принципов:

- ответственного и научно обоснованного отношения и планирования производства,
- квалифицированного и заботливого обращения с животными,
- использования научно проработанных технологических систем,
- гуманной транспортировки и убоя животных.

Однако в Европе не все так безоблачно с обеспечением благополучия животных. Имеются отрасли, которые подвергаются постоянной критике со стороны общественности и официально уполномоченных структур Евросоюза. Как правило, претензии предъявляются к отраслям с высокой интенсивностью производства — птицеводству, свиноводству и мясному скотоводству. Особую озабоченность велфеаристов вызывают современные методы воспроизводства животных (искусственное осеменение, трансплантация эмбрионов, клонирование животных и др.), которые не учитывают состояния благополучия используемых животных и возможных негативных последствий данных технологий. Проблематичными остаются и такие традиционные технологические приемы, как поимка животных, их транспортировка и особенно убой.

Конвенцию Евросоюза к моменту подготовки данного текста ратифицировали не все страны-члены объединенной Европы. Конвенцию безоговорочно приняли наиболее индустриально развитые страны Европы, которые по большей части располагаются на севере континента, — Великобритания, Швеция, Бельгия, Дания, Швейцария, Германия, Франция и др. Сильное противодействие принятию Конвенции оказывают бизнес-круги в странах юга Европы, где доля аграрного сектора в национальной экономике составляет значительную часть. Ратификация Конвенции неизбежно приводит к росту себестоимости продукции животноводства в связи с дополнительными финансовыми затратами и, соответственно, к снижению ее конкурентоспособности на внешнем рынке. В странах европейского юга в аграрном секторе занято до 30% населения. Поэтому переход на щадящие технологии в животноводстве будет означать снижение жизненного уровня значительной части населения в этих странах.

В сложившихся обстоятельствах показателен опыт Швейцарии. В этой стране в птицеводстве запрещено использовать клеточные технологии. Этот запрет был введен после проведения в стране специального референдума в 1978 г. Содержание кур-несушек на глубокой подстилке, принятое взамен клеточных технологий, привело к повышению себестоимости продукции и росту розничных цен на куриные яйца местных производителей. Как результат, резко возрос поток дешевого импорта из соседних стран, которые на тот момент использовали более экономичные клеточные технологии. Поскольку Швейцария не является членом ЕС, то правительство страны сочло правомочным запретить импорт дешевых яиц в страну. Фактически правительство Швейцарии дотирует производство яиц, создавая благоприятные экономические условия для деятельности своих производителей.

В Швеции 50% куриных яиц производится на фермах с щадящими технологиями — в модернизированных клетках, оборудованных насестами, гнездом и ванночкой с песком для купания кур, и на глубокой подстилке (R. Tauson, K.-H. Holm, 2005)[108].

[108] *Tauson R., Holm K.-H.* Mortality, production and use of facilities in furnished small group cages for layers in commercial egg production in Sweden 1998–2003 // Proceedings of the 7th European Symposium on Poultry Welfare 15–19 June 2005, Lublin, Poland. Animal Science Papers and Reports, 2005. Vol. 23. Supplement 1. P. 95–102.

Применяемые птицеводами Швеции альтернативные технологии, в сравнении с традиционным клеточным содержанием кур-несушек, повышают розничные цены на продукцию на 50%. Чтобы защитить своих птицеводов от банкротства, но обеспечить выполнение рекомендаций Евросоюза, власти дотируют яичное птицеводство в стране.

В Дании Акт о защите животных был принят в 1950 г. Он фактически ставил вне закона применение клеточных технологий в птицеводстве. В результате производство яиц в клеточных батареях было перенесено в пограничные районы Германии, где в то время запрета на клеточное содержание птицы еще не было.

В Германии закон, регламентирующий применение традиционных технологий в животноводстве, был принят в 1972 г. В 2002 г. в Конституции Германии появилась статья о правах и защите животных.

На примерах нескольких стран видно, что принятие Европейской Конвенции имеет серьезные экономические последствия и по силам далеко не всем странам Евросоюза. Однако Европарламент поставил задачу во всех странах-членах ЕС к 2012 г. перевести производство куриных яиц на щадящие технологии, соответствующие современным требованиям по благополучию животных и отказаться от традиционных клеточных батарей (Директива 1999/74ЕС).

Заметим, что в России на момент подготовки данного руководства закон о защите животных не был принят. В середине 1990-х гг. в Уголовном кодексе РФ появилась первая и единственная статья, уголовно преследующая жестокое обращение с животными (ст. 245 УК). Но она практически не используется судами. Причиной сложившегося положения служит то, что домашнее животное по нашему законодательству приравнивается к собственности. Поэтому хозяин собаки, кошки, коровы или курицы-несушки распоряжается принадлежащим ему животным, равно как и прочей собственностью, так, как считает нужным.





ГЛАВА 26

БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ И ЭТИКА ЖИВОТНОВОДСТВА

Животноводство — это бизнес. А благополучие животных — раздел человеческих знаний, относящийся к биологии поведения животных. Между ними пролегает некая полоса напряженности. Приоритетная цель животноводства — это прибыль. Довольно часто ее получают за счет применения таких технологий, гуманность которых выглядит сомнительной. Благополучие животных приносится в жертву экономике. Технологии животноводства могут быть щадящими, а могут включать и элементы откровенной человеческой жестокости. Выше было показано, что выгода в животноводстве на основе технологий, ухудшающих благополучие животных, обманчива. Эта выгода носит местный и временный характер. На самом деле в продуктивном, спортивном и декоративном животноводстве страдающее животное, животное с низким уровнем благополучия, не может в полном объеме реализовать свой генетический продуктивный, спортивный или декоративный потенциал. В конечном счете, страдающие животные не только психологически травмируют человека, но и приносят прямые финансовые потери в виде упущенной выгоды.

Существуют, правда, технологии, которые позволяют получать эксклюзивную продукцию путем негуманных методов. Крайним проявлением жестокости являются, скажем, технологии получения деликатесной печени в гусеводстве и утководстве. Фактически животновод в данном случае преднамеренно вызывает жировое перерождение печени у птиц за счет насильственного физического переполнения желудочно-кишечного тракта животных высококалорийным кормом. Ясно, что при этом уровень благополучия животных резко понижается. Радует то, что потребление гусиной и утиной печени не имеет широкого распространения в современном обществе.

Не меньше нареканий имела и подготовка мясных быков к процедуре убоя методом травли животных собаками (бульдогами) в Великобритании и Франции. В мышцах затравленных собаками быков накапливалась молочная кислота, которая якобы повышала гастрономические качества мяса. Не отличаются гуманностью и некоторые кулинарные традиции на Востоке, как, впрочем, и на Западе (поедание живых устриц или головного мозга у живой обезьяны). Неоднозначно отношение людей и к некоторым национальным забавам — испанской корриде, собачьим и петушиным боям в азиатских странах, травле лисиц в Великобритании. Эти людские удовольствия основаны на страданиях животных, поэтому заслуженно осуждаются большинством современного человеческого сообщества.

Корни конфликтности между представлениями человека о благополучии животных и морально-этическими основами отношения к животному миру лежат в изначально заложенной в религии установке о наличии души у человека. Обособление человека на основе того, что только у него имеется душа, обеспечивает ему морально-этическое превосходство над всеми прочими тварями и дает ему право распоряжаться не только благополучием, но всей жизнью животных, у которых нет души.

Другим источником, подкрепляющим веру человечества в свою исключительность, стала теория эволюции. Некоторое время оставалось популярным суждение о том, что в процессе эволюции человек развил свои интеллектуальные и коммуникативные способности для того, чтобы осуществлять контроль над дальнейшим развитием нашей планеты и всей ее живой природы. Технологическое превосходство человека якобы подчеркивает его особую значимость и роль в дальнейшей эволюции Земли.

Философия антропоцентризма (превосходства человека над животным миром) господствовала до начала XX в. После того, как физиология получила инструментальные методы изучения функций мозга и установила наличие примитивного разума у животных, а также выявила физические и психические страдания у них, научное сообщество набралось смелости, чтобы заявить о несостоятельности философии антропоцентризма.

Научно-технический прогресс, ориентированный на покорение природы, привел к тому, что среда обитания человека изменилась не в лучшую сторону. За последние 200 лет на Земле исчезло такое количество видов растений и животных, уничтожить которое было не по силам всей предыдущей истории человеческого развития.

Пришло понимание, что оптимальной средой обитания человека является такая среда, в которой представлено гармоничное растительно-животное сообщество. Между отдельными видами растений и животными существуют сложные связи. Уничтожение одного или нескольких видов приводит к необратимым экологическим изменениям, которые могут иметь драматические последствия не только для растительно-животного сообщества, но и для самого человека, частью которого он является. Стало очевидным, что человек получил разум не для покорения (читай уничтожения) природы, а для ее сохранения и, в случае необходимости, ее восстановления.

В XX в. на смену антропоцентризма пришла философия биоцентризма, которая постулирует *биологическое равенство* всех видов животных на Земле, к которым относится и современный Homo sapiens. Обладающий разумом человек должен выполнить историческую миссию не только физического сохранения видового разнообразия растительно-животного сообщества, но и обеспечить высокий уровень благополучия тем животным, которых он приручил. Альтернативы этому нет. Стратегия покорения природы приведет лишь к одному — необратимым изменениям среды обитания человека и самоуничтожению человека как биологического вида.

В мире существует много общественных, научных и административных структур, которые борются с проявлениями бесчеловечного обращения с животными и пропагандируют идеи биоцентризма и благополучия животных.

Наибольших успехов на этом поприще, как уже упоминалось выше, добились англичане. Благодаря упорной борьбе сторонников соблюдения прав животных и их благополучия в стране были приняты соответствующие законы. Кроме того, английские общественные организации оказали и продолжают оказывать давление и на мировое сообщество. Так, в Великобритании с 1898 г. (!) функционирует организация под названием «Британский союз за запрещение вивисекции» (BUAV — British Union for the Abolition of Vivisection). Это

ведущая организация в стране, которая борется за тотальное запрещение экспериментов на животных. Она добилась принятия в стране закона, который запрещает тестирование косметических продуктов на животных. В настоящее время BUAV развернул широкую кампанию за запрещение опытов по пересадке органов от животных человеку[109].

Организация под названием «За сострадание в животноводстве» (или в оригинале «CIWF — Compassion in World Farming») занимает ведущую позицию в Великобритании в борьбе за обеспечение благополучия продуктивных животных. CIWF добилась принятия в стране законов, регламентирующих условия выращивания и содержания крупного рогатого скота и свиней. По этим законам фермерам запрещается содержать телят и супоросных свиноматок в узких станках и на привязи. Как результат 10-летней борьбы членов CIWF был принят Амстердамский договор, в котором международное сообщество юридически признало животных «чувствующими и страдающими» существами.

[109] *Langley G., Silva J. D.* Animal Organs in Humans: uncalculated risks and unanswered questions. BUAV and CIWF, 1998.

В России роль общественных организаций, работающих в сфере защиты животных и обеспечения их благополучия не столь заметна и ограничена акциями местного значения.

В настоящее время можно утверждать, что раздел биологии «благополучие животных» определился как самостоятельная наука и учебная дисциплина со своим предметом и специфическими методами исследования. Благополучием животных занимаются специализированные научные учреждения и подразделения высших учебных заведений. В мировом научном сообществе сформировались научные школы, международные научные общества, издаются специализированные научные журналы, сборники, учебники и проводятся международные и региональные научные конференции по проблемам благополучия животных, т. е. благополучие животных имеет все признаки самостоятельной научной дисциплины, которая, однако, еще находится в процессе своего развития. Благополучие животных как наука близка к этологии и часто применяет методы исследований, первоначально разработанные с целью изучения поведения животных.



ГЛАВА 27

ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ БЛАГОПОЛУЧИЯ ЖИВОТНЫХ

Благополучие как научная дисциплина изучает состояние индивидуума и его способности адаптироваться к среде обитания[110]. При изменении условий существования организм животного использует различные приемы для поддержания гомеостаза. С одной стороны, включаются механизмы симпатоадреналовой регуляции с мобилизацией энергетических запасов организма и сокращением расхода энергии на рутинные процессы. Другим методом адаптации является этологический ресурс, т. е. попытка адаптировать гомеостаз за счет поведенческих актов. Поведение позволяет, помимо всего прочего, изменить внутреннее мотивационное состояние животного и за счет этого снять предельное физиологическое напряжение. Здесь можно упомянуть об эндогенных опиатах, образующихся в некоторых структурах головного мозга, которые обеспечивают анальгетический эффект на фоне боли или в других некомфортных ситуациях. Животное способно элиминировать болевые и другие неприятные ощущения за счет самонаркотизирования.

Таким образом, биохимические изменения организма и его поведение объективно отражают уровень благополучия животного.

[110] *Fraser A. F., Broom D. M.* Farm Animal Behaviour and Welfare. CAB International, 1997.

Какой бы прием адаптации животное ни использовало, оно или справляется с ситуацией, или нет. Животному удается восстановить константы гомеостаза в полном объеме, частично или вовсе не удается.

Степень, в которой животному удается (или не удается) приспособиться, может быть измерена количественно. Таким образом, благополучие животного поддается объективной количественной оценке в любой момент времени. Благополучие может быть хорошим (все константы гомеостаза соответствуют физиологической норме) и плохим с промежуточными значениями.

Однако измерение благополучия должно осуществляться научным образом без привлечения морально-этических соображений. Термин «благополучие» распространяется только на индивидуальное состояние организма конкретного животного и не относится к сфере человеческого отношения к этому или другим животным. Однако субъективизм в исследовании благополучия животных все-таки присутствует в силу несовершенства методологии оценки состояния животного в целом и показателей благополучия в частности. Благополучие животного можно представить в виде некоего буфера между степенью удовлетворенности потребностей животного и состоянием его здоровья. Поэтому объективную оценку уровня

благополучия животного могут дать лишь квалифицированные специалисты — этологи и ветеринарные работники.

С практической точки зрения важно установить предельную отметку благополучия, ниже которой изменения благополучия недопустимы. К сожалению, объективных критериев определения этого критического уровня благополучия пока не существует. Поэтому решение о предельно допустимом снижении благополучия в большинстве ситуаций принимается на основе морально-этических представлений того человека, который эту оценку производит. Однако и в этой части не все так безнадежно. Решения на основе человеческой морали не в последнюю очередь зависят от наличия объективных показателей благополучия животного этологического, физиологического и биохимического свойства.

Еще один актуальный вопрос. В какой мере право человека убивать и эксплуатировать животных сопряжено с понятием благополучия животных? Если благополучное животное умерщвляется мгновенно без предварительного оповещения, то проблема может возникнуть в сфере морали. Здесь правомерен вопрос: имел ли право человек лишать жизни животное? Но проблемы благополучия животного в данной ситуации не существует. Если же животное умирает медленно, испытывая при этом физическую боль, страдание и нервное истощение, то мы имеет дело со случаем крайнего неблагополучия.

Если одомашненное животное изначально выращивается с целью использования в пищу человеком, то такое животное всю свою жизнь вплоть до момента убоя может находиться в состоянии полного благополучия. В то же время животное в дикой природе может иметь крайне низкий уровень благополучия по ряду причин (разрушение среды обитания, засуха, лесные пожары, давление чрезмерно размножившихся хищников, голод, инфекции и инвазии и др.).

Как известно, многие люди являются категорическими противниками выращивания животных с целью последующего их умерщвления и использования в пищу. Однако эти убеждения людей не имеют отношения к проблеме благополучия животных. Правда, зачастую ряды сторонников запрета использования животных в пищу человеком пополняют люди, ставшие свидетелями бесчеловечного обращения с продуктивными животными. Следует признать и то, что подавляющее большинство психически здоровых людей являются категорическими противниками жестокого обращения с животными и не принимают условий содержания сельскохозяйственных животных, в которых их благополучие оценивается как плохое.

A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) для убедительности и большей наглядности приводят следующий пример. Представим себе кролика в клетке. Его благополучие определяют такие факторы, как размер клетки, температура воздуха, богатство и разнообразие среды, присутствие или отсутствие соплеменников, количество и качество доступной пищи и воды, наличие в окружении инфекционного начала, а также физических повреждений на теле животного, наличие или отсутствие пугающих кролика внешних раздражителей и др.

Все эти факторы важны независимо от того, содержится ли кролик в клетке как домашний любимец для детей, является ли он объектом разведения с целью последующего потребления в качестве пищи или же он содержится в лаборатории как подопытное животное. Эти же (или близкие) факторы будут определять благополучие кролика в его естественной среде обитания. И совсем нет оснований утверждать, что кролик в клетке будет иметь более низкий уровень благополучия по сравнению с тем, который живет на воле.

При оценке уровня благополучия всех видов животных *наиболее объективную информацию исследователь получает при*

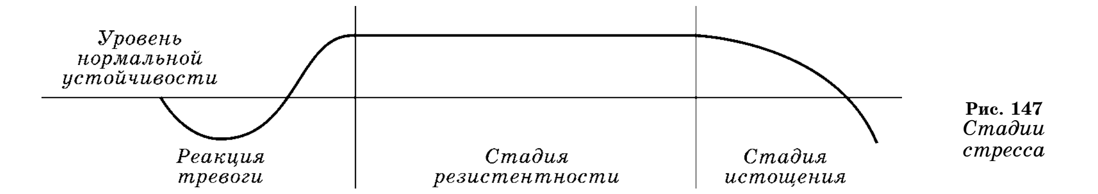


Рис. 147
Стадии стресса

изучении деталей поведения животного и его физиологии. Животные имеют совершенные системы адаптации. Но когда им не удается восстановить гомеостаз, их благополучие следует рассматривать как плохое в разной степени. Следовательно, сдвиги констант гомеостаза являются показателями и благополучия животного.

Ярким показателем неблагополучия животного служит боль. *Силу болевых ощущений можно было бы использовать для характеристики благополучия животных.* Однако сегодня не существует количественных методов оценки силы или уровня боли как у человека, так и у животных.

Мало что известно и о способностях животных предчувствовать смерть и испытывать перед ней страх. Если животное остается в неведении относительно своей смерти, оно остается благополучным до последней минуты жизни. Но очень часто человек пренебрежительно относится к животным накануне их убоя. И в этом случае имеются веские основания говорить о неблагополучии животных перед смертью. Для отдельного животного (быка, свиньи или барана) не сама смерть служит причиной неблагополучия, а условия предубойного содержания и процедура умерщвления.

Таким образом, *предметом изучения дисциплины «благополучие животных» является состояние индивидуума, которое определяется степенью удовлетворенности потребностей животного и отсутствием дискомфортных состояний.*

Методические приемы, используемые учеными для оценки степени благополучия, характеризуют состояние животного как по внешним, так и по внутренним показателям.

Среди внешних признаков состояния животного, отражающих его благополучие или неблагополучие, наиболее важны следующие:

- внешнее проявление стресса;
- смертность;
- половая цикличность самок;
- количество новорожденных в помете;
- уровень удовлетворения витальных и зоосоциальных потребностей индивидуума;
- наличие патологических поведенческих проявлений;
- качество продукции, получаемой от продуктивных животных.

Стресс. Это наиболее распространенное проявление низкого уровня благополучия животных[111]. В соответствие с теорией Г. Селье, стресс-реакция проходит три стадии: стадию тревоги, стадию адаптации и стадию истощения (рис. 146).

Строго говоря, только вторая стадия стресса повышает уровень благополучия животного. Но и ее положительное влияние на благополучие животного проявляется спустя достаточно большой временной промежуток в виде устойчивости организма к повторному воздействию данного стресс-фактора.

На первой и третьей стадии имеет место снижение благополучия индивидуума. Маркером стрессового состояния животных выступает, в первую очередь, их поведение. Однако не менее объективное суждение о развитии стресса и уровне благополучия животного позволяет сделать анализ

[111] *Grandin T.* Assessment of stress during handling and transport // Anim. Sci. 1997. No 75. P. 249–257.

крови с количественной оценкой ряда показателей (концентрация глюкозы, уровень катехоламинов, кортизола, вазопрессина, окситоцина, лейкоцитарная формула). Снижение концентрации глюкозы в крови, повышение концентрации катехоламинов и кортизола, изменение соотношения зернистых и незернистых лейкоцитов в пользу гранулоцитов служат объективным критерием для констатации низкого уровня благополучия животного.

Травматизм и смертность. Крайним проявлением неблагополучия животного является его внезапная (преждевременная) смерть. Причиной гибели молодняка чаще всего являются болезни, поскольку новорожденные не обладают общей и специфической резистентностью, характерной для взрослых животных.

К гибели животных приводит и травматизм. По данным N. G. Gregory et al. (1990), в Великобритании поступающие на бойню по завершении яйцекладки курынесушки в 29 случаях из 100 имеют по крайней мере один перелом костей конечностей[112].

В производственных условиях различные технологические приемы воспринимаются животными как сильнейшие стресс-факторы. Поэтому они могут сопровождаться гибелью части поголовья. Так, отмечается гибель цыплят-бройлеров при их поимке из-за того, что более крупные и сильные особи давят более слабых цыплят. Гибелью сопровождается отъем поросят. В литературе встречаются сообщения о том, что в процессе транспортировки свиней на бойню погибает до 10% животных. На крупных молочных фермах до 30% доходит смертность телят молочного возраста. Все эти случаи являются свидетельством предельно низкого уровня благополучия животных (D. M. Broom, 2000).

[112] *Gregory N. G., Wilkins L. J., Eleperuma S. D. et al.* Broken bones in domestic foals: effects of husbandry system and stunning method in end of lay hens // British Poultry Science. 1990. No 31. P. 59–69.

Нарушение воспроизводительной функции самок. Нарушения половой функции имеет различные проявления. Задержка полового созревания животных является следствием плохих условий выращивания животных и, следовательно, их плохого благополучия. Другим признаком неблагополучия можно рассматривать задержку половой цикличности (удлиненный сервис-период). Эта проблема типична для молочных коров. При недостаточном моционе животных, нерациональном питании и плохом микроклимате в коровнике у коров возникают проблемы родового и послеродового периода. В результате из-за эндометритов и маститов период бесплодия коров затягивается на несколько месяцев.

У многоплодных животных важным показателем благополучия выступает размер помета и количество мертворожденных в помете. Этот показатель как бы аккумулирует в себе большое количество последствий от воздействия на самку в период плодоношения неблагоприятных факторов (питания, болезней, условий содержания, техники осеменения и др.). В опытах на свиньях установлено, что содержание супоросных свиноматок в тесных станках увеличивает вероятность появления в помете мертвых, мумифицированных поросят, а также поросят с «сухими» задними конечностями и уродствами.

Проблемы воспроизводства в связи с низким уровнем благополучия беременных самок (коров, коз, овец, свиней, лис) описаны многими наблюдателями и не могут иметь оправдания.

Удовлетворение основных потребностей животных и состояние их благополучия. Большинство проблем с благополучием животных объясняется тем, что человек по незнанию или по каким-то другим причинам не удовлетворяет или удовлетворяет не в полной мере витальные и зоосоциальные потребности животных. Детально проблема потребности как внутренней причины поведения животных рассмотрена

в главе 4. Здесь же мы ограничимся лишь напоминанием, что неудовлетворенная потребность (в воде, пище, пространстве или в возможности общения с себе подобными) сопровождается развитием крайне неприятных ощущений у животных, которые можно назвать страданиями. Следовательно, такие показатели гомеостаза, как содержание в крови глюкозы (характеристика голода и сытости), уровень дегидратации организма (показатель жажды), стереотипические движения по клетке (показатель стрессированности животного и необеспеченности пространством), вокализация (отражение болевых ощущений или потребности в общении с представителями своего вида) следует учитывать при оценке степени благополучия животных.

Нарушения в поведении животных как отражение их неблагополучия. Поведенческие реакции животных оцениваются как срочные попытки адаптироваться к неблагоприятным изменениям в среде обитания. Но иногда поведение животных выглядит неадекватным тем условиям, в которые они помещены. Более того, некоторые поведенческие стереотипы могут быть опасными для здоровья и жизни животных. Так, бараны при изоляции в ограниченном пространстве могут с разгона биться лбом о бетонную стену и повторять подобные действия многократно. Два хищника в маленькой клетке, находясь в состоянии стресса, будут проявлять друг к другу повышенную агрессию. Свиньи в неблагоприятных условиях содержания объедают штукатурку на стенах или грызут половой настил. Для представителей семейства кошачьих, куньих, а также свиней в состоянии низкого благополучия характерны так называемые стереотипические движения по клетке.

Качество продукции. У продуктивных животных качество продукции связано с уровнем благополучия животных. При недокорме и несбалансированном кормлении животных (рыба, птица, свиньи и др.) продукция получается низкого качества. Такая рыба костлява, яйца от неблагополучных кур имеют тонкую скорлупу, легко бьются и имеют бледно окрашенный желток. Свинина от неблагополучных животных или слишком жирная, или водянистая. Молоко от неблагополучных коров имеет низкие вкусовые качества, содержит гной, кровь и др.

Плохие условия предубойного содержания животных и неправильная организация и технология убоя также понижает качество продукции. Туши свиней в таких условиях имеют гематомы из-за драк между животными. В случае стрессирования животных перед убоем pH мяса приобретает нежелательное значение. По расчетам J. Guise (1991), экономические потери производителей свинины вследствие снижения качества мяса из-за низкого уровня благополучия составляют 3,3–7,2%[113].

В масштабах США экономические потери производителей свинины вследствие низкого уровня благополучия в предубойный период и в процессе убоя оцениваются экспертами суммами от 10 до 20 млрд долларов.

Таким образом, *при изучении благополучия животных используются три группы методов: этологические методы, физиолого-биохимические методы оценки состояния животного и методы оценки качества получаемой от животного продукции.* Применительно к домашним животным косвенную, но достаточно объективную оценку благополучия животных получают при помощи анализа технологии выращивания животных, их транспортировки, а также предубойного содержания и технологии убоя.

Наиболее спорным моментом при изучении благополучия животных выглядит количественное (цифровое) выражение со-

[113] *Guise J.* In: Livestock handling and transport (ed. T. Grandin). CABI Publishing, 2000.

стояния животного. На сегодня мы можем с уверенностью, базирующейся на объективных данных, апеллировать к двум крайним состояниям животного: хорошему и плохому благополучию, или к высокому и низкому уровню благополучия.

Несмотря на то, что разработано множество индикаторов клинического, физиологического и биохимического состояния животного, они не всегда пригодны для интегральной оценки благополучия. Исследователю крайне важно иметь набор индикаторов как хорошего, так и плохого благополучия животного, имеющих цифровое выражение в ранжированном виде.

Границы плохого благополучия очевидны. Однако для некоторых видов животных показатели низкого уровня благополучия еще не разработаны, поскольку остается неясным, какие признаки животного отражают степень его адаптации к неблагоприятному фактору среды. В качестве примера того, что многое в поведении животных может оставаться за пределами нашего понимания, A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) приводят явление самонаркотизирования при помощи эндогенных опиатов. До недавнего времени ученые оценивали благополучие животных как хорошее даже в случаях, когда на животных воздействовали болевыми раздражителями с повреждением тканей и органов. Фактически очень плохое благополучие животных в этих ситуациях было завуалировано специфическим влиянием эндогенных опиатов на структуры лимбической системы, отвечающие за болевые ощущения. Отсутствие внешних признаков боли у животного при воздействии болевого стимула вводило в заблуждение наблюдателей относительно уровня благополучия животного. Но в целом явное неблагополучие животных с болевыми ощущениями, в стрессовом состоянии, с признаками болезни или смертностью поддается количественной оценке.

27.1. МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ УРОВНЯ БЛАГОПОЛУЧИЯ ЖИВОТНЫХ

В отличие от плохого благополучия, *хорошее благополучие животного не имеет какого-то одного конкретного проявления*. Даже эмоция удовольствия не является гарантией хорошего благополучия животного. В составе гипоталамуса имеются ядра клеток, раздражение которых сопровождается ощущением удовольствия. Однако широко известны опыты по инструментальному научению электрической самостимуляции. Крысам имплантировали в центр «удовольствия» микроэлектроды и научали животных самостоятельно возбуждать этот центр посредством нажатия на рычаг. В опыте отдельные животные нажимали на рычаг настолько часто, что просто доводили себя до изнеможения. Ясно, что ни о каком высоком уровне благополучия этих животных говорить не приходится.

Подобным же образом ведут себя многие животные при свободном доступе к пище. Кошки, собаки, крупный рогатый скот и другие животные могут съесть корм в таком количестве, что возникает опасность их гибели от переедания. В этом случае опять же удовлетворение потребности и признаки удовольствия не могут служить показателями высокого уровня благополучия животного, поскольку переедание приводит к развитию патологических состояний. Таким образом, в данном случае положительные эмоции на основе постоянного пищевого насыщения свидетельствуют о высоком уровне благополучия лишь в данный момент времени. В перспективе именно эта положительная эмоция будет коррелировать с постоянно понижающимся уровнем благополучия. Следовательно, при оценке уровня благополучия конкретной особи необходимо принимать во внимание и перспективные последствия того состояния, которое отмечается у животного в данный момент наблюдений.

Остается спорным вопрос о том, как относиться к высокому уровню благополучия животного, который зарегистрирован в данный момент времени, если он (высокий уровень благополучия) будет причиной развития неблагополучия через некоторое время. Здесь просматриваются две позиции. Первая, если животное предполагается использовать длительный период времени, то решение может быть компромиссным. Например, кормление собаки должно быть ограниченным. Такое кормление не обеспечивает полного насыщения и, следовательно, максимального уровня благополучия животного. Однако оно создает предпосылки для нормальной продолжительной жизни животного. Если же речь идет о животных на откорме (свиньи, бычки-кастраты, цыплята-бройлеры), то предельное насыщение животных и их соответствующие положительные эмоции следует рассматривать как явления, обеспечивающие высокий уровень их благополучия.

Зачастую благополучие, развивающееся на основе удовлетворения потребностей животного, внешне выражается как отсутствие каких бы то ни было действий и проявлений. В главе, посвященной эмоциям животных, отмечалось, что, как только потребность животного удовлетворяется, эмоционально-мотивационная составляющая поведенческого акта элиминируется вследствие ее ненадобности.

Высокий уровень благополучия невозможно оценить каким-то одним показателем состояния индивидуума. Лишь в единичных случаях высокий уровень благополучия имеет однозначное внешнее проявление. В качестве примера можно привести такие выражения внутреннего состояния, как виляние хвостом у собаки, мурлыканье домашней кошки и довольное похрюкивание свиньи. В случае с кошкой и свиньей, действительно, можно уверенно констатировать высокий уровень благополучия животного по специфической вокализации. Встревоженная, больная, голодная или имеющая неудовлетворенность какого-то другого рода кошка мурлыкать не станет. Но в отношении собаки, виляющей хвостом, не все так однозначно. Собака виляет хвостом при встрече с хозяином и при встрече с особью более высокого иерархического ранга. Поэтому виляние хвостом может иметь место и у животного с проблемами (внутренняя боль, голод, страх), т. е. виляние хвостом не во всех случаях является индикатором хорошего благополучия животного.

Тем не менее высокий уровень благополучия не может не иметь внешних (прежде всего этологических) проявлений у животных. Следует согласиться с тем, что эта проблема нуждается в более детальном изучении.

Благополучие складывается из набора предпочтений животного и отсутствия признаков неблагополучия. Причем предпочтения животного объективно отражают его состояние в проблемной ситуации. В простейшем случае животному на выбор предлагается два или больше вариантов. Например, было установлено, что куры при содержании в клетке отдают предпочтение сетке с гексагональным сечением проволоки в половой решетке. Сетки из треугольной в сечении проволоки или сетку из перфорированного листового металла они при возможности избегают.

При наличии выбора поросята предпочитают лежать на перфорированном пластике или бетонном покрытии, нежели на проволочной сетке. Они больше времени проводят в станке с соломой и избегают скоплений с площадью ниже 0,23 $м^2$ на одного поросенка.

Следует иметь в виду, что преференции животных могут вступать в конкурентные отношения. По данным J. van Rooijen (1981), при наличии выбора поросята предпочитают земляное покрытие бетонному. При выборе оставаться одному в станке или же присоединиться к другим поросятам в соседнем тесном станке поросенок оставляет выбор за коллективным образом жизни. Но когда ему предлагается выбрать станок с по-

поросятами и бетонным полом или пустой станок с земляным полом, поросенок выбирает земляное покрытие. Однако это вовсе не означает, что поросенок в изоляции на земляном полу имеет более высокий уровень благополучия, чем поросенок в группе своих соплеменников на бетонном полу. В маленьких клетках поросята активно используют землю. В клетках, оборудованных рычагом, поросята очень быстро научаются нажимать на него, чтобы иметь доступ к земле, в которой они с удовольствием копаются[114]. Причем потребность поросят покопаться в земле столь велика, что они проявляют удивительную настойчивость. Они многократно нажимают на рычаг, если по каким-то причинам не получают желаемого результата с первого раза. А добившись своего, поросята подтверждают улучшение своего благополучия специфической вокализаций — похрюкиванием.

Таким образом, методика определения преференций животных дает возможность выявить высокий уровень их благополучия. Однако объективность заключений на основе выявления предпочтений еще более возрастает, если параллельно учитываются и другие проявления благополучного состояния животного, прежде всего этологического характера. Для окончательного суждения о том, что животное имеет высокий уровень благополучия, необходимо исключить наличие признаков плохого благополучия у того же индивидуума.

27.2. ИЗМЕРЕНИЕ НИЗКОГО УРОВНЯ БЛАГОПОЛУЧИЯ ЖИВОТНЫХ

Под плохим благополучием мы понимаем такое состояние животного, которое развивается вследствие того, что животному не удается адаптироваться к воздействию на него неблагоприятного фактора. Фактически животное остается в состоянии глубокого неблагополучия на третьей стадии стресса — стадии истощения. Внешними проявлениями неблагополучия животного будут такие, как нарушения поведения, нарушения функции воспроизводства у половозрелых самок, понижение и отсутствие половой потенции у самцов, снижение темпов роста у молодняка. Внутренними показателями неблагополучия служат некоторые изменения в составе крови. Однако как внешнее, так и внутреннее проявление неблагополучия может иметь краткосрочный и долгосрочный характер.

Краткосрочное проявление неблагополучия имеет широкое распространение в животноводстве. В ответ на манипулирование животными, их транспортировку, кратковременный контакт с незнакомыми особями и в других ситуациях животные демонстрируют вполне определенные поведенческие реакции и изменения физиолого-биохимического рода, которые обеспечивают адаптацию животных. Поведенческие ответы животного разнообразны и соответствуют модальности, силе предъявляемого стимула и его биологической значимости.

Самые первые ответы животного заключаются в ориентировочных реакциях на стимул, торможении предыдущей нормальной активности, подготовке к бегству, обороне или затаивании. Если ситуация выходит за рамки терпимости животного, то включаются механизмы регулировочного поведения, например свертывание калачиком в ответ на холодовое воздействие. В данной ситуации можно наблюдать торможение нормальных поведенческих реакций (пищевого поведения, груминга), с одной стороны, и принятие животным особых поз, появление другого рода сигналов неблагополучия, с другой стороны. У некоторых особей в ответ на действие неблагоприятного фактора все активные поведенческие проявления сменяются на полную неподвижность, что будет признаком кратковременного неблагополучия животного.

[114] *Hutson G. D.* Operant tests of access to earth as a reinforcement for weaner piglets // Animal Production. 1989. No 48. P. 561–569.

Физиолого-биохимические изменения как признаки низкого уровня благополучия выражаются в усилении одних процессов (электрической активности структур мозга, дыхания или кровообращения) и торможении других (пищеварение, диурез). D. M. Broom (2000) справедливо предупреждает о том, что особенно точно надо определить исходные значения физиологического показателя. К сожалению, прямой контакт человека с животным не позволяет этого сделать. Приемлемы лишь дистанционные методы регистрации показателей.

В связи с этим заслуживает внимания такой простой способ оценки функционального состояния животного, как подсчет дыхательных движений. Частота дыхания отражает напряжение симпатоадреналовой системы; она изменяется в связи с возросшей потребностью организма в кислороде. Важно и то, что частота дыхания коррелирует с частотой сердечных сокращений. Исследование частоты и характера дыхания можно проводить на достаточном удалении от животного незаметно от него в формате реального времени или по видеозаписям.

На расстоянии можно оценить и мышечную дрожь, если она появляется у животного. Мышечная дрожь сопровождает сильный испуг животного.

К внешним проявлениям неблагополучия могут быть отнесены частые позывы к мочеиспусканию, дефекации, а также избыточная саливация и выделение пены изо рта животного.

Кроме того, показателями плохого благополучия, наблюдаемого со стороны, являются тошнота, рвота и диарея у животных, подвергшихся воздействию неблагоприятного фактора среды.

Ответ со стороны органов кровообращения, как правило, проявляется в форме тахикардии. Однако в некоторых случаях реакция может иметь прямо противоположное проявление — брадикардию. У телят в норме частота сердечных сокращений оценивается в 90 ударов за 1 минуту. При появлении в боксе человека частота сердечных сокращений возрастает до 135 ударов, а в момент удержания теленка человеком — до 145 ударов в минуту.

G. van Putten и W. J. Elshof (1978) сообщают, что у свиней на предубойной площадке частота сердечных сокращений при использовании электрической погонялки возрастает в 1,5 раза и в 1,65 раза, когда свиней принуждают двигаться по загрузочному трапу. У овец регистрируют резкое повышение частоты сердечных сокращений при виде собаки, при изоляции, при внедрении в группу незнакомых особей и в других ситуациях (табл. 37).

Таблица 37

Изменение сердечных сокращений у овец в проблемных ситуациях (по N. M. Badlock и R. M. Sibly, 1997)

Проблемная ситуация	Изменения частоты сердечных сокращений
Визуальная изоляция особи	+20
Введение в состав незнакомой группы:	
через 30 минут	+30
через 30–120 минут	+14
Транспортировка	+14
Приближение человека	+50
Приближение человека с собакой	+84

При оценке уровня неблагополучия животного следует учитывать не только модальность, силу раздражителя, но и его биологическую значимость для данного животного. Наибольшую тревогу у животных вызывало приближение к ним человека в сопровождении собаки. Причем следует иметь в виду, что у животных к некоторым стимулам довольно быстро развивается привыкание (габитуация), а к некоторым габитуация не развивается. При погрузке овец на транспортное средство частота сердечных сокращений у животных поднималась со 100 до 160 ударов в минуту. При транспортировке у овец фик-

сировали тахикардию на протяжении 9 часов (R. F. Parrott et al., 1998).

В некоторых случаях при оценке уровня благополучия животных необходимо учитывать даже породную принадлежность животного. Так, I. J. H. Duncan и J. H. Filshie (1979) установили, что разные породы кур по-разному реагируют на приближение к ним человека. Куры легко возбудимого типа на приближение человека реагировали очень активно. Частота сердечных сокращений у них быстрее возвращалась к исходному значению после ухода человека. Куры более спокойных пород демонстрировали меньшую поведенческую реактивность в той же ситуации. Но уровень тахикардии у них был выше, и на восстановление частоты сердечных сокращений до исходной величины у них уходило больше времени.

Во время транспортировки (с фермы на бойню, с одной фермы на другую и т. д.) животные на протяжении значительного времени лишены воды. Это неблагоприятно отражается на их состоянии. Жажда, как уже отмечалось выше, является наиболее тяжело переносимой эмоцией. Поэтому при транспортировке только по причине жажды уровень благополучия животных может резко упасть. Наиболее объективную оценку состояния животных позволяет сделать анализ осмоляльности крови транспортируемых животных.

Во время транспортировки, как правило, животные не получают не только воды, но и корма. О степени голода можно судить по ряду показателей состава крови: концентрации глюкозы, β-оксибутирата, плазменных белков. Животные на ферме привыкают к определенному режиму кормления. И, если продолжительность транспортировки превышает временные промежутки между кормлениями, то животные начинают беспокоиться по этому поводу. Свиньи, крупный рогатый скот, овцы обозначают состояние дискомфорта повышением общей возбудимости и усилением вокализации.

Надежным показателем благополучия (неблагополучия) животных во время транспортировки служит симпатоадреналовый ответ. Как известно, надпочечники имеют неоднородную структуру: корковый и мозговой слой. Каждый из них фактически представляет собой самостоятельную железу внутренней секреции со своим набором секретируемых гормонов. Мозговой слой вырабатывает катехоламины — адреналин и норадреналин. Корковый слой отвечает за выработку кортикоидных гормонов двух функционально самостоятельных групп — глюкокортикоидов и минералокортикоидов. Глюкокортикоиды (кортизол, кортизон и кортикостерон) в проблемных ситуациях способствуют повышению концентрации глюкозы в крови за счет гидролиза гликогена мышц и печени. Кроме того, эти гормоны подавляют развитие воспалительных процессов. Минералокортикоиды (альдостерон, дезоксикортикостерон) регулируют водно-солевой обмен в организме. В частности, они способствуют удержанию натрия и выведению калия из организма. По отношению к воспалительным процессам минералокортикоиды действуют противоположно глюкокортикоидам, а именно, способствуют развитию процессов воспаления.

Между концентрацией минералокортикоидов и глюкокортикоидов в крови поддерживается равновесное состояние. Глюкокортикоидов выделяется гораздо больше, чем минералокортикоидов. Важнейшую роль в поддержании этого равновесия играет соматотропный гормон гипофиза.

Воздействие любого стимула внешней среды большой силы или продолжительности сопровождается активизацией симпатической нервной системы. Нервные влияния со стороны симпатической нервной системы быстро распространяются на надпочечники, а точнее на мозговой слой надпочечников. Из-за симпатической стимуляции изменения концентрации гормонов мозгового слоя надпочечников в крови

развиваются очень быстро и потому отражают кратковременные ухудшения благополучия животных (R. F. Parrott et al., 1998). Повышение концентрации адреналина в крови развивается на фоне повышения частоты сердечных сокращений и частоты дыхания в течение нескольких секунд после начала действия неблагоприятного фактора, т. е. при испуге, при отлове или погрузке животных на транспортное средство в крови возрастает концентрация адреналина.

Позже (через 15–120 минут) активизируется корковый слой надпочечников, и поэтому в крови нарастает концентрация кортикоидных гормонов. Например, у кур в транспортном средстве сразу после отлова и погрузки концентрация кортикостерона в плазме крови составляет величину, в 3 раза превышающую концентрацию этого гормона в крови кур до начала погрузки. У цыплят-бройлеров после 2-часовой транспортировки уровень гормона в 3,5 раза превышал таковой до начала транспортной операции. А после 4-часовой транспортировки он оставался в 4 раза завышенным.

При оценке уровня благополучия крупных копытных животных специалисты предлагают использовать анализ их слюны на предмет содержания в ней гормона кортизола. В плазме крови большая часть гормона кортизола находится в связанном с белком состоянии. Свободный кортизол присутствует в меньшем количестве. Однако именно свободный кортизол выполняет гормональную функцию в тканях и клетках организма. Свободный кортизол легко проникает через клеточные мембраны и потому обнаруживается и в слюне животных. Между свободным кортизолом плазмы крови и кортизолом в составе слюны устанавливается определенное равновесие (D. M. Broom, 2000). Концентрация кортизола в слюне в 10 раз ниже по сравнению с его концентрацией в крови. Однако все изменения активности надпочечников отражаются на содержании кортизола и в слюне. Поэтому концентрация кортизола в слюне используется для оценки напряжения симпатоадреналовой системы у многих видов животных (крупный рогатый скот, свиньи, овцы, человек). Но следует иметь в виду, что повышение концентрации кортизола в слюне происходит с отставанием на несколько минут от роста его концентрации в крови.

Кортизольный ответ на манипуляции и транспортные операции у животных разных видов и даже пород имеет свою специфику[115].

У животных с сильно выраженным кортикостероидным ответом наблюдается повышение температуры тела примерно на 1°С. R. F. Parrott et al. (1999) дистанционно измеряли температуру тела у овец во время транспортировки. После 2,5 часов пребывания в транспортном средстве температура тела животных поднялась на 1°С. Она оставалась повышенной на полградуса в течение нескольких часов после завершения транспортной операции. Эти изменения не были вызваны повышением двигательной активности животных. Дополнительные исследования на этих животных показали, что физическая нагрузка вызывает повышение температуры тела на целых 2°С. Однако сразу после прекращения физической нагрузки температура тела животных возвращается к исходному уровню. Таким образом, повышение температуры тела животного в процессе транспортировки есть индикатор снижения уровня благополучия.

У человека чувство тошноты и рвота развиваются на фоне повышенной концентрации вазопрессина в крови. У свиней при перевозке по неровным петляющим дорогам развивается тошнота, позывы к рвоте и антиперистальтика с рвотой. При этом у животных обнаруживают повышен-

[115] *Hall S. J. G., Forsling M. L., Broom D. M.* Stress responses of sheep to routine procedures: changes in plasma concentrations of vasopressin, oxytocin and cortisol // Veterinary record. 1998. No 142. P. 91–93.

ные концентрации лизин-вазопрессина. Поэтому данный гормон также может быть использован для характеристики состояния животных с точки зрения их благополучия.

В последнее время внимание исследователей занято изучением β-эндорфина как возможного маркера уровня благополучия животных (R. H. Bradshaw et al., 1996)[116]. Концентрация этого эндогенного опиата возрастает в крови свиней при погрузке животных в транспортное средство. Высвобождение про-опиумеланокортина аденогипофизом следует за выбросом АКТГ-релизингфактора гипоталамуса. Про-опиумеланокортин быстро распадается на отдельные компоненты, включая АКТГ и β-эндорфин, концентрация которых нарастает в плазме крови. Если физиологическая роль АКТГ довольно хорошо изучена, то значение выброса β-эндорфина в кровь остается пока неясным. Предполагают, что опиат оказывает анальгетическое действие через μ-рецепторы нервных клеток. Другими словами, появление эндорфина в крови рассматривается как подготовка организма животного к воздействию болевых факторов за счет общей и местной анестезии. Помимо этого, β-эндорфин причастен и к регулированию секреции половых гормонов.

В качестве индикаторов низкого уровня благополучия возможно использование и показателей активности некоторых ферментов крови. D. M. Broom (2000) отмечает, что при травмировании животных, равно как и после больших физических нагрузок, заметно возрастает активность фермента *креатинкиназы*. Не менее показателен в подобной ситуации и фермент *лактатдегидрогеназа*, которая уже давно используется для уточнения диагноза инфаркта миокарда у человека и животных. Однако поведение лактатдегидрогеназы в различных неблагоприятных для животного ситуациях следует уточнить. В литературе имеется немало сообщений о том, что активность этого фермента возрастает и в ситуациях, когда физических повреждений органов и тканей животное не имеет. Складывается впечатление, что у некоторых видов животных активность лактатдегидрогеназы отражает степень испуга.

По мнению A. R. Jones и O. E. Price (1992), маркером неблагополучия животного является *индекс лактатдегидрогеназы*, рассчитанный как отношение лактатдегидрогеназы-5 к общему количеству лактатдегидрогеназы крови[117]. Лактатдегидрогеназа-5 в норме находится в составе скелетной мускулатуры и в крови появляется, когда животное испытывает состояние повышенной тревоги, испуга или физической усталости.

Объективную информацию об уровне благополучия животных дает биохимическая панель из трех показателей плазмы крови: количества кортикостерона, глюкозы и молочной кислоты.

Еще одним показателем состояния благополучия животного является характеристика красной крови. Во-первых, *общее количество эритроцитов* в стрессовых ситуациях (поимка, расформирование сложившихся групп, транспортировка животных) повышается, поскольку под влиянием симпатической стимуляции селезенка выбрасывает в кровоток депонированные порции эритроцитов (R. F. Parrott et al., 1998). Однако при затяжном стрессе наблюдается противоположная картина — снижение количества эритроцитов в крови.

Реакция оседания эритроцитов (РОЭ) также отражает состояние низкого благополучия, поскольку связана с воспалительными процессами, инфекциями и инвазиями. Повышение РОЭ в совокупности

[116] *Bradshaw R. H., Parrott R. F., Forsling M. L. et al.* Stress and travel sickness in pigs: effects of road transport on plasma concentration of cortisol, β-endorphin and lysine vasopressin // Animal Sci. 1996. No 63. P. 507–516.

[117] *Jones A. R., Price O. E.* Measuring the response of follow deer to disturbance // The biology of deer / Ed. R. D. Brown. Berlin, 1992.

с другими показателями способствует объективизации оценки уровня благополучия животного.

Осмотическая устойчивость эритроцитов характеризует биологические свойства мембран клеток, которые при больших психических и физических нагрузках изменяются и, следовательно, коррелируют с уровнем благополучия животного. Поэтому снижение осмотической устойчивости эритроцитов служит индикатором плохого благополучия животного.

Наконец, для характеристики благополучия животных предлагается оценивать и иммунологический статус животного. Продолжительный стресс снижает иммунную защиту животного. Во-первых, это происходит вследствие снижения (повышения) *общего количества белых клеток* крови в кровяном русле. Во-вторых, неблагоприятные факторы среды изменяют и соотношение отдельных видов лейкоцитов в крови, т. е. изменяют *лейкоцитарную формулу*. У животных с лимфоцитарным профилем нарастает количество нейтрофилов и снижается доля лимфоцитов (A. F. Fraser и D. M. Broom, 1997).

Изменения относятся к фагоцитам (нейтрофилы и моноциты), к эозинофилам и к базофилам в зависимости от модальности неблагоприятного фактора (инфекция, эктопаразиты, неблагоприятный микроклимат или психический стресс).

Для выявления острых стрессовых состояний животных применяют и комбинацию таких показателей: концентрацию кортикостерона в крови и соотношение количества гранулоцитов и агранулоцитов (Г:А). Низкий уровень благополучия характеризует лимфопения и гетерофилия. Гранулоциты рассматриваются как компонент неспецифической защитной реакции животного организма, фагоцитарной и цитотоксической активности. Эти клетки белой крови формируют защитный ответ организма по разным направлениям: обеспечивают реакцию воспаления, участвуют в процессе презентации антигена, обеспечивают секрецию цитокинов и производство иммуноспецифических антигенов. Реакция лейкоцитов специфична, но очень показательна. Например, при понижении температуры воздуха в течение 16 дней с 32 до 15°С у цыплят-бройлеров отношение количества гранулоцитов к количеству агранулоцитов в крови повышалось с 0,25 до 0,43. Разница между опытными и контрольными цыплятами сохранялась в течение недели. Однако к 37-му дню вследствие адаптации цыплят к холоду соотношение Г:А в опытной группе не отличалось от показателя контрольной группы[118].

Неблагополучие животного может быть диагностировано и по показателям гуморальной неспецифической защиты: активности лизоцима слюны или крови, количеству интерферона в крови, реакции комплемента.

Оценка боли. Все животные обладают механизмом болевой сенсорики. Ощущения боли неприятны и плохо переносятся всеми видами животных с развитой психикой. Чувство боли формирует у животного состояние крайнего дискомфорта. Поэтому *наличие у животного боли резко понижает уровень его благополучия*. Однако установить, испытывает ли животное боль или нет, непросто.

Наиболее доступными для наблюдения признаками боли являются изменения в поведении животных. Естественной реакцией на действие болевого раздражителя служит *движение животного* с целью уклонения и при возможности избавления от болевого раздражителя. Возможно сопровождение этих движений специфической *вокализацией* (визг, скуление, мычание). Однако далеко не все виды животных обозначают ощущение боли голосовым сопро-

[118] *Ozkan S., Yalcyn S., Guler C. et al.* The effect of cold temperature on tonic immobility and heterophil to lymphocyte ratio in mail broilers // Proceedings of the 7th European Symposium on Poultry Welfare 15–19 June 2005, Lublin, Poland. Animal Science Papers and Reports. 2005. Vol. 23. Supplement 1. P. 307–308.

вождением. Болевую вокализацию ярко демонстрируют детеныши. Это и понятно. Они чаще всего физически беспомощны и голосом призывают на помощь своих родителей или других взрослых членов своего сообщества.

Однако животным, которые представляют собой потенциальную жертву для хищника, вокализация невыгодна. Раненый зверь затаивается и не выдает своего присутствия голосом даже в случае сильной физической боли.

Второй аспект проблемы заключается в том, что ответ животного на болевое воздействие бывает разным в разных жизненных ситуациях. Так, собака может обозначать свое болезненное состояние скулением или воем. Но та же собака в драке с конкурентом забывает про боль, прекращает вокализацию и демонстрирует активные агрессивные действия.

При оценке уровня боли по изменениям в поведении требуется некий эталон сравнения. Таким эталоном служит поведение животного в состоянии хорошего благополучия, т. е. поведение здорового животного в хороших условиях содержания. При создании такого базового поведенческого эталона необходимо детально изучить различные поведенческие

Таблица 38

Количественная оценка проявления боли, беспокойства и дискомфорта (баллы)

<table>
<tr><th>Показатели</th><th>Норма (0)</th><th>Боль слабая (1)</th><th>Боль средняя (2)</th><th>Боль сильная (3–4)</th></tr>
<tr><td rowspan="5">Внешность животного</td><td rowspan="5">Обычная</td><td colspan="3">Шерсть взъерошена, возможны плешивины</td></tr>
<tr><td colspan="3">Отсутствие груминга, тело в испражнениях</td></tr>
<tr><td colspan="2">Выделения из носа и глаз</td><td></td></tr>
<tr><td>Полуопущенные веки</td><td>«Тупой» взгляд</td><td>Глаза закрыты</td></tr>
<tr><td>Дыхание затруднено</td><td>Стоны, вздохи, скрежет зубами</td><td>Одышка</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Прием пищи и воды</td><td rowspan="2">Нормальные</td><td>Сокращены</td><td>Сокращены</td><td>Отсутствуют</td></tr>
<tr><td colspan="2">Количество выделяемого кала и мочи сокращено</td><td>Кал и моча не выделяются</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Поведение</td><td rowspan="2">Обычное</td><td colspan="2">Самоизоляция от других животных. Беспокойство и суетливость</td><td>Непредсказуемость поведения, агрессия со стороны других животных. Возможна неподвижность</td></tr>
<tr><td>Изменение темперамента</td><td colspan="2">Тревожная вокализация</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Работа сердца</td><td rowspan="2">Пульс нормальный</td><td colspan="2">Тахикардия или брадикардия</td><td>Слабый редкий пульс, аритмия</td></tr>
<tr><td colspan="3">Нарушение периферического кровообращения</td></tr>
<tr><td>Органы дыхания</td><td></td><td></td><td colspan="2">Пневмония, плеврит, отек легких</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Пищеварение</td><td rowspan="4"></td><td colspan="3">Кал необычного цвета, консистенции и запаха</td></tr>
<tr><td colspan="3">Усиление саливации</td></tr>
<tr><td rowspan="2"></td><td colspan="2">Рвота (часто повторяющаяся)</td></tr>
<tr><td></td><td>Вздутие и болезненность живота</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Опорно-двигательный аппарат</td><td rowspan="2"></td><td></td><td colspan="2">Хромота, артрит</td></tr>
<tr><td colspan="2">Судороги</td><td>Конвульсии</td></tr>
</table>

проявления: пищевое поведение, прием воды, стереотипы дефекации и мочеиспускания, реакции на соплеменников и на полового партнера, суточный баланс поведения и долю в нем активного и неактивного поведения, а также типичные позы и характер вокализации животного, заведомо не испытывающего боли. В этом случае важны все детали поведения. Исследователь должен четко представлять себе значение всех клинических показателей здорового животного: частоту дыхания, сердечных сокращений, нормальную температуру тела, руминацию у жвачных животных.

Значение имеет и реактивность нервной системы, которую следует оценить посредством предъявления животному раздражителей различной модальности, а также по характеру реакции животного на приближение человека.

D. B. Morton и P. H. M. Griffiths на основе комплексного обследования животного предлагают рассчитывать некий интегральный показатель уровня боли у животного[119] (см. табл. 38, с. 577).

При всей спорности данной схемы оценки боли в части ее объективности она имеет право на существование. Предлагаемый алгоритм количественной оценки уровня боли учитывает если не все, то, по крайней мере, основные ее проявления. Спорным выглядит лишь механизм начисления баллов за тот или иной признак.

Схема предлагает оценить позу животного (например, пингвинообразную позу у кур, аркообразную спину, «позу сидящей собаки» у крупного рогатого скота (рис. 148) и т. д.), скрежет зубами у жвачных, лягание в область болезненного живота у лошадей, полную неподвижность у свиней, вой и стоны у собаки.

В схеме отражается особенность социального поведения и изменения клинических признаков. Очевидно, что для ее использования исследователь должен иметь очень точные представления о нормальных значениях оцениваемых состояний и показателей животного.

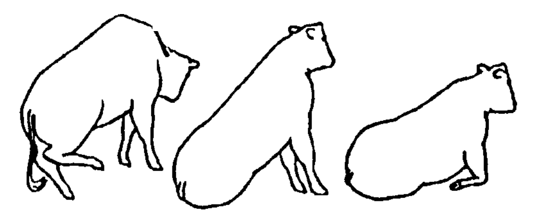


Рис. 148
«Поза сидящей собаки» как признак наличия боли у крупного рогатого скота

Помимо внешних проявлений боли у животных имеются и внутренние маркеры этого состояния. Электрофизиологические исследования показали, что в центральной нервной системе имеются нейроны, которые активизируют свою электрическую активность, когда на тело животному наносят болевой раздражитель — укол, ожог, химическое воздействие или удар электрическим током. И в составе спинного и головного мозга таких нейронов немало. Удалось проследить нервные пути распространения болевого афферентного потока.

Острая боль при уколе распространяется по А-дельта волокнам. Афферентный поток, возникающий при ожоге, устремляется в центральную нервную систему по С-волокнам. Нейромедиаторы этой специфической активности нейронов являются химическими свидетелями боли, переносимой животным. Такую систему ноцицепции имеют все позвоночные животные. Физиолого-биохимические исследования свидетельствуют о том, что боль характерна для всех животных. Даже у некоторых видов беспозвоночных животных удалось обнаружить отдельные элементы системы ноцицепции. Однако пока ни физиологи, ни биохимики не могут предложить доступных для практической деятельности методов объективной регистрации боли у животных в условиях, в которых болевой фактор вероятен.

[119] *Morton D. B., Griffiths P. H. M.* Guidelines on the recognition of pain, distress and discomfort in experimental animals and an hypothesis for assessment // Vet. Records. 1985. No 116. P. 431–436.

Распространенным методом выявления боли у животных служит метод аналогии, основанный на перенесении свидетельств боли у человека на животный организм. Человек свидетельствует ощущение боли словом, чего нет у животных. При помощи слова человек описывает боль в мельчайших подробностях. Поскольку морфофункциональная и биохимическая система ноцицепции у человека и животных принципиально не отличаются, есть все основания для того, чтобы картину боли, наблюдаемую у человека в определенных условиях, переносить и на животное, помещенное в аналогичные условия.

Долгое время исследователей боли вводили в заблуждение отдельные факты отсутствия или, наоборот, наличия боли у человека и животных при нарушении целостности системы ноцицепции. Так, врачами описаны случаи, когда в ходе военных действий людям отрывало конечности, но они некоторое время не ощущали при этом, казалось бы, неизбежной боли. Причины этого необычного состояния прояснились после того, как были открыты эндогенные опиаты в составе головного мозга[120].

В составе некоторых ядер ствола мозга были обнаружены нейросекреторные клетки, вырабатывающие β-эндорфин и энкефалины — вещества с наркотическими свойствами. Нейроны, активность которых ассоциируется с возникновением чувства боли, имеют на своей поверхности так называемые μ-рецепторы, которые связывают эндогенные опиаты. В результате ассоциирования эндогенных опиатов и нейронов боли через их μ-рецепторы электрическая активность нейронов затухает. При этом не формируется (или исчезает) ощущение боли. Эта антиноцицептивная система находится под контролем симпатоадреналовой оси. Поэтому при сильнейших нервных потрясениях, когда напряжение симпатоадреналового комплекса достигает предела возбуждения, антиноцицептивная система на короткое время приходит в активное состояние и блокирует болевые ощущения. Считается, что помимо элиминации боли антиноцицептивная система нейтрализует и возможное повреждающее воздействие симпатоадреналового комплекса.

Животные обладают способностью к самонаркозу. Благодаря наличию этого свойства в смертельных схватках звери яростно сопротивляются до победного конца при наличии серьезных повреждений тела. В критической для жизни ситуации выгоднее не реагировать на боль; это оставляет животному шанс остаться в живых в случае его победы над противником. Однако с точки зрения наблюдателя любое повреждение тела животного есть свидетельство низкого уровня его благополучия даже в отсутствие проявления боли. При травмах афферентные пути активизированы, что не подлежит сомнению. Но ощущение боли может быть блокировано эндогенными опиатами.

В других случаях человек жаловался на боли в конечности, которой у него не было, поскольку ее давно ампутировали (фантомные боли). Это явление до конца не исследовано. Однако имеются доказательства спонтанной активности «нейронов боли» при ранее перенесенных повреждениях периферических органов.

Травмы, смертность и качество туши. Понятие «благополучие» распространяется на индивидуум до тех пор, пока он жив. К мертвым этот термин неприменим. Однако смерть, наступающая как результат плохого содержания или плохо организованной транспортировки животного, может служить мерой для оценки степени неблагополучия животного до момента его гибели. Очевидно, что смерть наступает в результате того, что уровень благополучия животного достигает критической отметки. Смерть — это отражение того, что

[120] *Hughes J., Smith T. W., Kosterlitz H. W. et al.* Identification of two related pentapeptides from the brain with potent opiate agonist activity // Nature. London, 1975. No 258. P. 577–590.

индивидуум исчерпал свои адаптационные возможности. При групповом способе содержания гибель отдельных членов группы характеризует уровень благополучия не только погибших, но и тех животных, которым удалось выжить в тех же условиях.

Наличие травм на теле животных также является веским аргументом в доказательство низкого уровня благополучия. Причинами травматизма выступают различные обстоятельства: неудачная конструкция клетки, станка или настила пола, неприспособленность транспортного средства для перевозки животных, грубое обращение человека с животными, конфликты между отдельными животными в составе группы.

Наличие повреждений на теле живого животного и на туше после убоя может быть оценено количественно. Это и происходит при оценке качества туши на бойне, что отражается на ценах, по которым продукция покупается у производителя. Так, стоимость туши падает при наличии открытых повреждений, гематом, экссудата, бледного или темного цвета мышц. При этом, отмечается и ухудшение физико-химических показателей и гастрономических свойств мяса. X. Fernandez et al. (1996) сообщают том, что органолептическая оценка качества телятины резко падала в случае, когда 20-недельные телята поступали на убой после продолжительной транспортировки.

По данным V. Tarrant и T. Grandin (2000), в условиях США низкий уровень благополучия крупного рогатого скота в предубойный период является главной причиной снижения оптовой цены туши в среднем на 11,73 доллара. Внешним признаком потери качества мяса служит pH мяса. Нормальным значением считается pH около 5,5 единиц. Низкий уровень благополучия животного в предубойный период и процесс транспортировки приводят к повышению pH до величины 5,8 и более. При этом сортность мяса резко понижается. Оно уже не может быть отнесено к категории «премиум» и теряет в цене до 10%.

Высокое значение pH мяса отражает пониженную концентрацию молочной кислоты в мышцах, что, в свою очередь, отражает низкий уровень гликогена в мышечной ткани при убое животного. Снижение содержания гликогена в мышцах накануне убоя животного свидетельствует о его стрессовом состоянии или повышенной активности. Причем надо заметить, что этот негативный процесс в мышечной ткани у крупного рогатого скота выражен в меньшей мере, чем у животных других видов. Следовательно, последствия низкого уровня благополучия животных на кануне убоя в других отраслях животноводства еще более существенны, чем в скотоводстве.

Так, куры-несушки при несбалансированном кормлении несут некачественные яйца. При недостатке в рационе несушек кальция, фосфора или витамина D яйцо имеет тонкую и хрупкую скорлупу. В критической ситуации куры даже несут яйца, вообще лишенные скорлупы. При высокой плотности посадки кур-несушек в клетки отмечается нарушение процесса формирования скорлупы яйца и образования на ней наростов. Такие яйца на рынке продаются по более низким ценам.

От коров с признаками нарушения руминации получают низкосортное молоко, которое непригодно для сыроделия.

Продукция пониженного качества является следствием низкого уровня благополучия животных и, конечно же, не приветствуется потребителем.

Поэтому благополучие животных фактически является категорией экономической и морально-этической одновременно. В повышении уровня благополучия животных заинтересовано прямо или косвенно все общество — от производителя до потребителя и защитника прав животных.

Таким образом, для оценки низкого уровня благополучия имеется достаточный

набор показателей и тестов трех категорий. Во-первых, это этологические признаки, позволяющие выявить изменения в поведении животных, включая патологические формы. Во-вторых, уровень благополучия животного позволяют определить клинические показатели животного и физиолого-биохимические тесты. И, в-третьих, ретроспективно уровень благополучия отражает качество продукции, получаемой от животного.

Показатели продолжительного неблагополучия животных. Длительное пребывание животного в неблагоприятных условиях сопровождается или адаптацией организма к таким условиям, или дальнейшим снижением уровня благополучия животного. В последнем случае последствия воздействия негативного фактора могут приобрести необратимый характер и иметь драматическое завершение. Предельно низкий уровень благополучия критичен для животного, поскольку лишает его дальнейших адаптационных возможностей. При длительном неблагополучии животного внутренние ресурсы получают неоптимальное распределение (табл. 39).

Как следует из приведенной таблицы, у благополучного животного внутренние ресурсы равномерно распределяются на основные жизненные проявления: рост, размножение, основной обмен. На поддержание здоровья уходит всего 10% ресурсов животного. В случае длительного неблагополучия здоровье животного подрывается и происходит перераспределение ресурсов. Они концентрируются на механизмах поддержания здоровья. Даже основной обмен урезается до 20%.

Таблица 39

Распределение внутренних ресурсов животного организма, %
(по P. B. Siegel и W. B. Gross, 2000)

Ресурсы	Рост	Воспроизводство	Поддержание здоровья	Основной обмен
Благополучное животное	30	30	10	30
Длительно неблагополучное животное	0	0	80	20

Когда животные попадают в проблемную ситуацию и не справляются с ней, возрастает смертность, развиваются заболевания, нарушается воспроизводительная функция животных, снижается их продуктивность (яйценоскость, привесы живой массы, надои молока и др.). Эти показатели имеют количественное выражение в процентах, граммах, литрах и т. д. Поэтому можно количественно оценить и уровень неблагополучия животного в данных условиях жизни.

Кроме того, показателями низкого уровня благополучия выступают физиологические изменения и изменения в поведении животного. P. B. Siegel и W. B. Gross (2000) предлагают продолжительность стресса и соответственно затяжного неблагополучия животного оценивать по концентрации в крови животных гормона стресса — кортикостерона. Кратковременному, непродолжительному и затяжному неблагополучию соответствует высокая > средняя > низкая концентрация гормона.

Симпатоадреналовый ответ, как отмечалось выше, развивается быстро. Концентрация катехоламинов в крови животных нарастает в течение нескольких секунд (минут) в ответ на воздействие неблагоприятного стимула. Корковый ответ возникает после активизации мозгового слоя надпочечников. Но спустя несколько часов концентрация глюкокортикоидов уже не отражает напряжения, в котором находится организм животного.

Однако функциональные изменения надпочечников в случае затяжного воздействия неблагоприятного фактора переходят в изменения морфологии этих желез, что уже является показателем продолжительного неблагополучия животного. Длительно действующий стрессор приводит к увеличению линейных размеров и массы надпочечников, с одной стороны, и дистрофии

тимуса — с другой. Дистрофии подвергаются и другие внутренние органы животных — селезенка, лимфатические образования, фабрициева сумка у птиц. Вирусные заболевания и появление опухолей также являются показателями затяжного неблагополучия животных[121]. Бактериальные заболевания и паразитарное поражение животных также относятся к показателям продолжительного неблагополучия (P. B. Siegel, W. B. Gross, 2000)[122]. Однако они свидетельствуют о наличии другой проблемы: длительном отсутствии у животных «оптимального» стресса. Однообразная среда обитания (скука) снижает резистентность организма не в меньшей степени, чем стрессовая перегрузка. Поэтому в условиях однообразной и скучной среды обитания животные находятся в состоянии пониженного благополучия.

Анализ состояния надпочечников представляет интерес и при выявлении затяжных состояний неблагополучия животных. Верно, что активность как мозгового слоя, так и коркового слоя надпочечников повышается в первые моменты воздействия на животный организм неблагоприятных факторов. Верно и то, что в процессе адаптации надпочечники истощаются, а их секреторная активность перестает быть отражением как силы воздействия неблагоприятного стимула на организм, так и продолжительности его воздействия. Но к данному состоянию пониженной активности надпочечников можно подойти и с другой стороны. Истощившись, надпочечники утрачивают реактивность по отношению к адренокортикотропному гормону аденогипофиза. Поэтому ответ надпочечников на парентеральное введение адренокортитропного гормона используется для выявления запущенных форм неблагополучия животного организма. Если надпочечники реагируют на введение адренокортитропного гормона выбросом в кровь глюкокортикоидов, то это свидетельствует о хорошем благополучии животного в период, предшествующий его обследованию. Если же глюкокортикоидного ответа не происходит, то это служит основанием для констатирования истощения желез и, следовательно, низкого уровня благополучия животного в ближайшем прошлом.

Истощение надпочечников имеет еще одно негативное последствие — подавление иммунной активности. Связь между этими явлениями имеет следующий вид. Лимфоидные клетки под влиянием глюкокортикоидов изменяют активность клеточных ферментов и скорость ресинтеза нуклеиновых кислот. Снижение потребления клетками глюкозы и пониженный синтез белка в клетках имеют своим следствием снижение синтеза интерлейкина II. Далее следует сокращение популяции Т-лимфоцитов в крови. Эта группа лейкоцитов призвана обеспечить клеточную реакцию иммунной защиты. Естественно, при снижении численности Т-лимфоцитов иммунитет животного слабеет.

J. H. M. Metz и C. C. Oosterlee (1981) отмечают и другое слабое место в иммунной защите животных на фоне истощения надпочечников. У свиней на привязи ученые обнаружили снижение продукции антител на введение эритроцитов овцы. У телят при содержании в неблагоприятных температурных условиях (−5°С или +35°С) наблюдали подавление реакции отсроченной гиперчувствительности к чужеродному белку и на введение динитрофлюоробензина. Результаты приведенных экспериментов дают основания для того, чтобы использовать иммунные ответы организма в качестве индикаторов благополучия животных.

У цыплят, содержавшихся на протяжении 3 месяцев в проблемных условиях, на фоне нормального потребления корма отмечали снижение приростов жи-

---

[121] *Gross W. B., Siegel P. B.* Why some get sick // Journ. of Applied Poultry Science. 1997. No 6. P. 453–460.

[122] *Siegel P. B., Gross W. B.* Priciples of stress and well-being // Livestock Handling and Transport. 2nd ed. / Ed. T. Grandin. CABI Publishing, 2000.

вой массы, эффективности использования корма, титра антител к Mycoplasma gallisepticum. Соотношение нейтрофилов и лимфоцитов составляло величину от 0,6 до 1,2. Считается, что начиная со значения 1,3 величина этого индекса свидетельствует о наличии серьезного заболевания у животных.

Исследование поведения животных в условиях, создающих предпосылки для развития продолжительного неблагополучия, также представляется информативно полезным. Общей мерой оценки поведения животного служит уровень его активности. Пониженная, как и избыточная реактивность на внешние раздражители, пониженная или чрезмерная подвижность в целом указывает на неблагополучие животного. Так, пониженную активность и даже безучастность к окружению демонстрируют свиньи, которых содержат в изоляции или на привязи. Причем низкая подвижность животных в данном случае выступает не как прямой результат физических ограничений. Здесь имеет место депрессивное состояние свиней. Животные активны в отношении пищи и процедуры ее раздачи, но не реагируют на все прочие раздражители во внешней среде.

Менее реактивны и свиньи при содержании в индивидуальных станках на фоне животных в группе. В опытах D. M. Broom (1987) свиньи в станке оставались лежать с закрытыми глазами, когда им на спину выливали фиксированное количество воды комнатной температуры. Подобная процедура у свиней в группе резко повышала двигательную активность.

В изоляции животные ряда видов (кошачьи, куньи, а также свиньи) склонны к стереотипическим движениям в пределах своей клетки. Специалисты относят эти бесцельные многократно повторяющиеся локомоции животных к категории патологического поведения, свидетельствующего о низком уровне благополучия. У свиней эта аномалия выражается в том, что животное продолжительное время грызет трубы станка, цепи, элементы поилки, тычет рылом в одно и то же место. Свиньи от 10 до 80% светлого времени могут быть заняты патологическими формами поведения. Чем дольше животные содержатся в условиях пространственного ограничения, чем больше времени у них занимают эти стереотипические действия.

То, что данную поведенческую патологию провоцирует изоляция и однообразие среды обитания, доказывает изменение поведения животного при малейшем обогащении среды.

Стереотипические движения животных в клетках хоть и отражают низкий уровень их благополучия, в то же время являются методом адаптации к не соответствующим их поведению условиям содержания. У животных, которые не проявляют стереотипических движений, обычным следствием низкого уровня благополучия является язва желудка. Это характерно для крыс, телят, козлят. При полной экспериментальной гипокинезии у свиней и кошек, лишенных возможности совершать стереотипические движения, обнаруживают высокий уровень кортизола в крови.

A. F. Fraser и D. M. Broom (1997) объясняют снижение общей реактивности животных в условиях изоляции и появления у них стереотипических реакций изменением химических процессов в головном мозге. Животные используют механизмы самонаркотизирования для снятия болевых и других неприятных ощущений. Эндогенные опиаты — эндорфин и энкефалины — в определенной степени нейтрализуют негативное воздействие на нервную систему изоляции, но при этом порождают стереотипическую активность.

Экспериментально связь между возникновением стереотипических реакций животных и активизацией дофаминовой системы была установлена еще в 1970-е гг. (D. F. Sharman и D. B. Stephens, 1974; J. P. Fry et al., 1976). Известно, что вещество налоксон блокирует μ-рецепторы

опиат-чувствительных нейронов мозга. При введении налоксона свиньям животные прекращают стереотипические движения, что косвенно подтверждает связь эндогенных опиатов с возникновением стереотипических действий.

Еще одним показателем плохого благополучия на протяжении длительного времени служит неспособность животного выполнять нормальные поведенческие реакции и необоснованные нападения на своих соплеменников. Так, самцы домашних коз и овец при выращивании до возраста полового созревания в однополых группах не могут совершить результативный половой акт с самкой в состоянии половой охоты. В то же время они демонстрируют гомосексуальные наклонности. Быки, выращенные в изоляции и не имевшие раннего опыта общения со своими сверстниками, проявляют повышенную агрессивность к другим быкам и человеку. Изолированное выращивание животных приводит к тому, что позже в группе они не способны занять правильное положение в иерархии своих соплеменников.

Таким образом, для оценки продолжительного неблагополучия животных пригодны те же показатели, что и для оценки кратковременного неблагополучия: поведенческие, физиолого-биохимические и дополнительно зоотехнические показатели, для изменения которых требуется продолжительное время. Косвенно уровень благополучия животных характеризует технология выращивания и эксплуатации животных, система их перевозки и технология убоя.

ГЛАВА 28

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ ЖИВОТНОВОДСТВА И БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ

Большинство людей, потребляющих продукты животноводства (мясо, молоко, яйца), далеки от практики выращивания животных. Социологические опросы потребителей показывают, что люди подсознательно считают, что продукция животноводства является результатом гуманного использования животных и их убоя[123].

Потребитель уверен, что животные на фермах ведут естественный для них образ жизни и умирают естественной смертью, не испытывая при этом никаких страданий и, тем более, насилия.

Однако специалисты-животноводы знают, что на самом деле ситуация с благополучием животных на фермах несколько иная. По образному выражению профессора A. Linzey, современные продуктивные животные превратились в «денежные машины, порабощенные мощнейшими биотехнологическими индустриями с целью извлечения максимальной прибыли»[124]. Условия рынка ставят животноводов в жесткие условия, которые диктуют применение современных технологий, ориентированных только на получение прибыли. Надо признать, что такую ситуацию в отношениях человека с животными создали ученые.

Надо сказать, что в последние годы наметился определенный перелом в этих отношениях. И есть несколько серьезных причин для оптимистических ожиданий на ближайшее будущее. Во-первых, политика нещадной эксплуатации продуктивных и лабораторных животных без оглядки на их благополучие в последние десятилетия получает все более резкое осуждение со стороны как ученого сообщества, так и общественности. Во-вторых, в сознании людей произошел перелом в отношении морального статуса животных: животное не машина по производству молока или, скажем, яиц. Общественность юридически признала, что животное — чувствующее существо со своим внутренним миром, достоинством и правами. В-третьих, современные технологии разведения животных успешно развивались благодаря неграмотности и неосведомленности большинства человеческого общества относительно искусственного осеменения, клонирования, трансплантации эмбрионов и способности животных к физическим и психическим страданиям. Однако информированность общества о методах современного животноводства и особенностях нейрофизиологии животных резко возросла за последние годы. Поэтому и элементы жестокости в современных технологиях

[123] *Silva J. D., O'Brien T.* Modern breeding, technologies and the welfare of farm animals // A Comparison in World Farming Trust / Ed. T. O'Brien. 1995.

[124] *Linzey A.* Modern farming: making the cruelty visible // Ibid.

животноводства стали достоянием гласности и предметом всеобщего осуждения. Принцип «прибыль любой ценой» теряет свою былую безоговорочность. А это заставляет ученых изобретать другие технологии, учитывающие и благополучие животных.

Но прежде чем приступать к разработке принципиально новых технологий разведения животных, следует еще раз обратить внимание на то, какие проблемы благополучия животных характерны для традиционных технологий в разных отраслях животноводства.

28.1. МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ПРОБЛЕМЫ БЛАГОПОЛУЧИЯ

Использование селекционных методов в продуктивном животноводстве воспринимается как вполне приемлемое с точки зрения человеческой этики, поскольку методы селекции используются на протяжении многих веков и до сих пор не вызывали нареканий. Однако в последние годы методы селекции и разведения животных качественно изменились. Продуктивность животных настолько возросла, что возникли ранее не известные проблемы, часть которых относится к сфере поведения и благополучия разводимых животных. Там, где проблема благополучия животных очевидна, возникает неодобрительное отношение общества к применяемой технологии разведения животных. Основной задачей селекционных методов в животноводстве служит повышение продуктивности животных. Как правило, это находит свое отражение или в изменении скорости роста животных, или в использовании животных с большей живой массой. В том, что, действительно, в этом случае возникают серьезные проблемы с благополучием животных, убеждают приведенные ниже примеры.

БРОЙЛЕРНОЕ ПТИЦЕВОДСТВО

За последние 25–30 лет в бройлерном птицеводстве произошли революционные изменения. Современные технологии позволяют получать цыплят товарного веса к возрасту 42 дней, что раньше казалось фантастикой. Достигается это благодаря применению особых селекционных методов и разработке искусственно обогащенных рационов для цыплят разных возрастов.

Товарный бройлер имеет большую мышечную массу. Однако опережающее развитие скелетной мускулатуры происходит у цыпленка на фоне более низкой скорости развития других систем. К возрасту убоя цыпленок-бройлер с позиции внешнего наблюдателя представляет собой урода с непропорциональным развитием органов. Прежде всего бросается в глаза то, что *недоразвитые ноги бройлера не способны удержать его массивное тело*.

В процессе выращивания птицы кости, составляющие опорную часть конечностей животного, не поспевают за интенсивным развитием мышц. Исследования показали, что в последние 10–15 дней жизни у цыпленка-бройлера развиваются уродства из-за патологий конечностей. Вне всякого сомнения, в этот период своей жизни цыплята испытывают боль при вставании на ноги. Поэтому они «садятся на ноги» и стараются меньше двигаться.

Проблема бройлеров имеет повсеместное распространение. Так, еще в 1992 г. международная организация под названием «Совет по проблемам благополучия продуктивных животных (FAWC)» опубликовала отчет[125], в котором отмечается, что патология конечностей разной степени выраженности имеет место у бройлеров на всех птицефабриках, которые были обследованы экспертами рабочей группы этой организации. Тяжесть патологий варьирует от полной неспособности к передвижениям на ногах до ограничения движений

[125] FAWC. Report on the Welfare of Broiler Chickens by the Farm Animal Welfare Council. 1992, Tolworth Tower, Surbiton, Surrey KT6 7DX.

к кормушке и поилке. Патологии конечностей цыплят, предназначенных для быстрого выращивания на мясо, включают дисхондроплазию большеберцовой кости и некроз головки бедренной кости с инфекционным артритом тазобедренного сустава.

Было сделано заключение, что данная проблема получила всемирное распространение и не может далее игнорироваться. Эксперты указали, что производители мяса птицы повсеместно нарушают Сельскохозяйственный акт 1968 г., запрещающий причинять боль и мучения продуктивным животным в тех случаях, если существует альтернативная технология, исключающая эти явления.

S. C. Kestin et al. предложили специальный метод для количественной оценки распространенности патологий конечностей бройлеров[126]. Методика позволила авторам нарисовать масштабы проблемы в пределах бройлерного птицеводства Великобритании. На модельных фермах исследователи обнаружили, что у 90% поголовья бройлеров внутренние патологические процессы внешне проявляются в изменении походки цыплят. У 26% птицы внешних проявлений неблагополучия не зарегистрировано, но они испытывали хроническую переносимую боль и дискомфорт. В масштабах Великобритании на момент исследований 150 млн бройлеров имели низкий уровень благополучия из-за хронической боли. 4% поголовья бройлеров передвигались с трудом, что в целом по стране составило 24 млн голов. Около 2% бройлеров (12 млн по всей стране) стоять и передвигаться на ногах вообще не могли. К кормушке и поилке такие птицы добирались ползком при помощи крыльев. По мнению авторов, от 2 до 4% птицы имеют предельно тяжелые уродства, которые служат предпосылками их гибели. Они затаптываются в подстилку другими, более активными птицами. Вне всякого сомнения, эта группа животных имеет крайне низкий уровень благополучия и страдает от боли, голода, дегидратации. Учитывая, что потребление мяса бройлеров в Великобритании превышает 1 млн т, бройлерное птицеводство этой страны являет собой пример масштабного негуманного отношения человека к другому чувствующему существу.

Недоразвитие сердечно-сосудистой системы бройлеров — вторая по значимости проблема. Как сердечно-сосудистая система, так и система органов дыхания отстают в своем развитии от скелетной мускулатуры цыпленка-бройлера. Поэтому эти физиологические системы не в состоянии обеспечить организм животного кислородом, питательными веществами и удалить из организма продукты катаболизма. Фактически у цыплят-бройлеров генетически детерминируется сердечная недостаточность. Поэтому у бройлеров распространен асцит и водянка.

На примере Великобритании показано, что в бройлерном птицеводстве 1% поголовья (6 млн голов) теряется по причине асцита ежегодно.

Птица с патологией конечностей и сердечно-сосудистой недостаточностью остается долгое время в неподвижном состоянии. В результате на груди и животе цыплят при их содержании на грубом и твердом покрытии развиваются намины, ссадины, волдыри.

Таким образом, в бройлерном птицеводстве, как ни в какой другой отрасли современного животноводства, проблемы благополучия животных очевидны и являются результатом направленной селекционной работы ученых.

ИНДЕЙКОВОДСТВО

Селекция индеек велась с целью улучшения мясных качеств птицы прежде всего за счет увеличения массы грудной мышцы. Живая масса птицы мясных кроссов

[126] *Kestin S. C., Knowles T. G., Tinch A. E., Gregory N. G.* Prevalence of leg weakness in broiler chickens and it’s relation with genotype // Veterinary Records. 1992. No 131. P. 190–194.

достигает 8–9 кг в 26-недельном возрасте. Такая масса создает большие нагрузки на тазобедренный сустав, формирование которого еще далеко от полного завершения на конец выращивания птицы. Особенно серьезные проблемы возникают у самцов-производителей, для которых живая масса в 25 кг — не редкость.

По данным C. Whitehead (1992), в маточном стаде 70% птиц имеют серьезные проблемы с суставами ног. Как считают I. J. H. Duncan et al., благополучие этих птиц нельзя признать хорошим из-за хронической боли в суставах[127]. Ученые провели исследование на взрослых индюках, в котором одной группе самцов с признаками воспаления суставов ног вводили анальгетик стероидной природы. Контрольным индюкам с такими признаками патологий ног вводили физиологический раствор. В условиях опыта индюки после введения стероидов больше времени тратили на активное поведение. Их движения были более координированными и рациональными. У них возросла половая активность: индюки стали проявлять попытки произвести садку на самку. Авторы заключили, что в традиционных условиях индюки постоянно испытывают боль в ногах и поэтому стараются больше времени отдыхать. Снижение общей активности из-за хронической боли в суставах негативно сказывается и на их половой активности. Послеубойное обследование самцов подтверждает этот вывод. У всех птиц мясного типа отмечают дегенеративные изменения в тазобедренном суставе.

Проблемы полового поведения индюков мясных пород и линий не ограничиваются снижением их половой активности как проявлением снижения общей активности из-за хронической боли в суставах. Благодаря «усилиям» селекционеров индейки современных пород и кроссов (и самцы, и самки) *анатомически не способны к спариванию*. Поэтому в современном индейководстве применяется только искусственное осеменение самок.

Возникают проблемы и иного свойства. В своих безуспешных попытках спаривания тяжелый самец наносит серьезные травмы самке.

Совершенно очевидно, что целая отрасль современного птицеводства основывается на таких технологиях, которые привели к утрате птицами способности к естественному размножению.

Все приведенные аргументы свидетельствуют об очень низком уровне благополучия животных в индейководстве.

ЯИЧНОЕ ПТИЦЕВОДСТВО

Курица-несушка за год приносит более 300 яиц против десятка у дикого предка современных кур. Естественно, что такая яйценоскость (активизация половой системы) создает огромное напряжение на все физиологические системы организма. Особое напряжение у кур яичного направления испытывает минеральный обмен, в частности обмен кальция. Поскольку источник свободного кальция невелик и ограничен плазмой крови, практически при ежедневном формировании яйца на образование скорлупы кальция крови не хватает. Но скорлупа формируется, а кальций на ее образование извлекается из состава костей в ущерб их прочности. К концу яйцекладки 70% кур-несушек имеют остеопороз разной степени тяжести. Структурные нарушения костной ткани развиваются вследствие неестественно продолжительной яйцекладки без восстановительных периодов. Кости у кур-несушек представляют собой мобильное быстро восстанавливаемое депо кальция, которое служит источником элемента в напряженные периоды жизни птицы. Но при продолжительной яйцекладке куры лишены каких бы то ни было восстановительных периодов. Поэтому мобилизация кальция из

[127] *Duncan I. J. H., Beatty E. R., Hocking P. M., Duff S. R. I.* Assessment of pain associated with degenerative hip disorders in adult mail turkeys // Research in Veterinary Science. 1991. No 50. P. 200–203.

костей затрагивает не только тот пул, который действительно представляет собой некий запас элемента, но и структурный кальций. Потеря структурного кальция зачастую имеет необратимый характер и не подлежит восстановлению.

Остеопороз является причиной переломов костей. Развитию остеопороза и снижению прочности костей способствует и гиподинамия кур при содержании в клеточных батареях. Современные породы и линии яйценоских кур создавались селекционерами в расчете на содержание в предельно простых клетках при больших плотностях посадки. И тем не менее содержание кур-несушек в традиционных клетках при большой плотности посадки крайне неблагоприятно отражается на благополучии птицы в целом. В таких условиях содержания куры не могут удовлетворить свои потребности и не имеют возможности проявить те поведенческие стереотипы, которые характерны для птиц при содержании на воле. Они не имеют возможности отдыхать на насесте, а именно такую форму отдыха куры демонстрируют при наличии у них выбора. Для снесения яйца на воле куры отделяются от своей стаи в уединенное место, где устраивается гнездо. Большое значение для кур имеет и наличие пылевых ванн. Эти стереотипы поведения курица-несушка в традиционной клетке проявить физически не может.

Следует признать, что в последние годы ученые разработали и предложили птицефабрикам новый тип клеток, в которых в большей степени учтены потребности кур-несушек[128]. В таких клетках имеется закрытое гнездо для снесения яйца, насест и ванночка с песком для купания (рис. 149).

Установлено, что в таких клетках уровень благополучия курицы намного выше, что положительно отражается на качестве яйца и физиологическом состоянии курицы.

[128] Poultry Digest Online. 2003. Vol. 3. No 9.

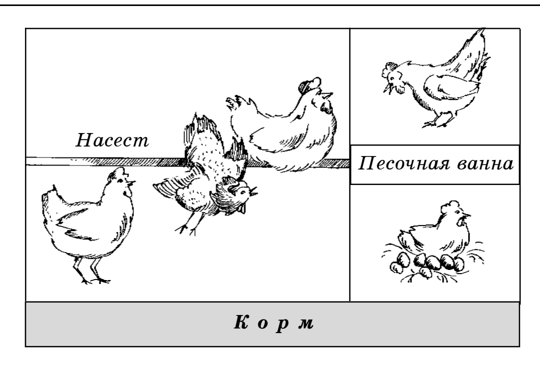


Рис. 149
Альтернативная клеточная система для кур-несушек

Выше упоминалось о том, что к 2012 г. все страны, принятые в Евросоюз, должны отказаться от традиционных клеточных батарей в яичном птицеводстве и перейти или к напольному содержанию кур-несушек, или на использование модернизированных клеток. Многолетний опыт применения «меблированных» клеток (furnished cages) птицеводами Великобритании, Германии, Швейцарии, Швеции показал, что переоборудование птичников такими клетками приводит к росту производственных затрат и повышению себестоимости куриных яиц минимум на 25%.

Однако анализ потребительского рынка в странах Европы, США, Австралии, Новой Зеландии свидетельствует о наличии массового потребителя и устойчивого спроса на яйца, полученные с применением щадящих технологий. Однако методы сертификации продукции данного качества пока не вызывают доверия у специалистов-маркетологов.

ПРОМЫШЛЕННОЕ УТКОВОДСТВО

Эта подотрасль птицеводства ориентирована на производство утиного мяса, яиц, печени, пера и пуха. В европейских странах специализированные фермы в производственных целях используют одомашненную птицу трех генотипов — пекинскую утку (Anas platyrhynchos), мускусную утку (Cairina moschata) и их гибридов (самка пекинской утки × селезень мускусной

утки). В Европе распространены различные системы содержания водоплавающей птицы: от клеточных технологий до свободно-выгульного содержания на берегу водоема.

Утки трех генотипов имеют существенные этологические различия, что принимается во внимание птицеводами. Среди обязательных поведенческих стереотипов пекинских уток выделяются такие, как барахтанье в воде, затяжное ныряние, плавание с головой, вертикально опущенной в воду, сон на воде. Мускусные утки не столь привязаны к водоему; они предпочитают отдыхать на суше. Пекинская утка и мускусная утка имеют разную вокализацию. Если пекинская утка издает резкие звуки, которые называют кряканьем, то мускусная утка крякать не способна. Ее вокализация проявляется в форме шипения. Мускусная утка на отдых охотно устраивается на насест, в то время, как пекинская утка насестом не пользуется. При выгульном содержании мускусные утки демонстрируют повадки охотника за насекомыми, червями и другими мелкими подвижными животными. Самцы мускусной утки более агрессивны по сравнению с селезнями пекинской утки. В драках мускусные селезни бьют противника крыльями и дерут клювом. Однако наиболее опасны их подвижные лапы с острыми когтями, которыми они наносят глубокие режущие раны. Гибриды пекинской и мускусной утки особой поведенческой специфики не проявляют. Этологически гибриды гетерогенны и могут проявлять отклонения в сторону любого прародителя.

Утки различных генотипов обладают и многими общими физиологическими и этологическими чертами. Они теплолюбивы, всеядны, любят подстилку из соломы или опилок, нуждаются в больших количествах воды, ведут групповой образ жизни, поэтому плохо переносят одиночное заточение в клетку.

Производственная ориентация уток различного генетического происхождения такова. Пекинских уток выращивают на мясо и для получения деликатесных яиц. Мускусные утки выращиваются преимущественно на мясо. Гибридные утки используются для получения дорогого продукта, известного во Франции, как «foie gras», т. е. жирной печени. Этот специфический продукт пользуется повышенным спросом прежде всего во Франции, а также у других франкоговорящих народов на Рождество. Увеличение массы печени у уток вызывают за счет ручного насильственного избыточного кормления птицы.

Разные производственные технологии утководства порождают и разные проблемы в части благополучия птицы. Так, содержание уток в клетках сопровождается рядом проблем ветеринарного характера, что сильно снижает уровень благополучия животных. У птицы отмечается развитие патологий нижних конечностей (бурситы, размет, широкий постав ног), деформация скелета, нарушение поведения в виде взаимного выщипывания пера, драк, каннибализма.

Совет Европы в 1999 г. выпустил рекомендации для птицеводов, занимающихся разведением уток на коммерческой основе[129]. Более детально регламентируют технологии утководства с целью обеспечения приемлемого уровня благополучия птицы наставления DEFRA[130].

При напольном и выгульном содержании уток уровень благополучия птицы определяют следующие факторы: размер группы и плотность посадки, уровень освещения и световой режим, доступность воды, наличие подстилки, конструкция пола.

Утки по своей природе — животные социальные. Однако чем многочисленнее группа, тем пугливее птицы. При испуге птицы травмируются, более сильные особи затаптывают слабых и больных.

---

[129] Council of Europe. Recommendations concerning domestic ducks. 1999.

[130] Codes of Recommendations of Codes of Welfare for Livestock: Ducks. DEFRA, 2000.

В странах Европы используют следующие плотности посадки. При напольном содержании с использованием подстилочного материала на 1 м^2 сажают 5–7 голов с тем, чтобы к концу периода выращивания на 1 м^2 приходилось 19–22 кг массы птицы. Без подстилки на решетчатых полах плотность посадки повышают до 8–9 гол/м^2. Крайние случаи представляют так называемое органическое птицеводство с плотностью посадки в 0,4–0,5 гол/м^2 (Великобритания) и технология насильственного кормления «foie gras» с плотностью посадки в 60 кг живой массы птицы на 1 м^2.

Большое влияние на состояние здоровья и, соответственно, уровень благополучия птицы оказывает конструкция пола. Наименее желательной конструкцией пола признана металлическая сетка. Далее следует решетчатый пол из реек. Меньше всего травм и заболеваний вызывает сплошное половое покрытие. Однако в последнем случае к санитарно-гигиеническому состоянию покрытия предъявляются повышенные требования. Оно нуждается в регулярной и частой дезинфекции.

Наиболее приемлемым световым режимом считается 14–16-часовое непрерывное яркое освещение с последующим 25-минутным постепенным понижением уровня освещения. В ночной период уткам оставляют слабое освещение в 2–5 люксов. Такой режим предупреждает развитие паники и испуга у птиц[131].

Доступность воды для уток является непременным условием их содержания в любой технологии. Однако система водоснабжения уток оказывает в ряде случаев решающее влияние на уровень благополучия птицы. Предпочтительность водоснабжения в порядке убывания отражает следующий ряд: открытый (глубокий или мелкий) бассейн → узкая лотковая поилка → круговая поилка «колокольного» типа → ниппельная поилка. Интересную альтернативу традиционным поилкам составляет душ. Однако активно душем пользуются лишь пекинские утки и некоторые гибриды. Мускусные утки пугаются душевых установок. Результативность выращивания пекинских уток с душевыми установками и уровень благополучия птицы выше, чем при использовании открытых бассейнов с водой.

Особое значение для поддержания хорошего благополучия уток в системах с высокими плотностями посадки птицы имеет подстилка. Установлено, что уровень агрессии и каннибализма, выщипывание пера, распространенность патологической стереотипической активности уток (сотрясание головой, избыточный груминг) резко понижаются при содержании птицы на подстилке (солома, соломенная резка, древесные стружки, крупные древесные опилки). Внимание уток переключается на подстилку, в которой они пытаются отыскать корм. Хорошие результаты выращивания и высокий уровень благополучия уток получают в помещениях с комбинированным полом, когда часть полового покрытия занимают решетки, а часть — сплошной пол с подстилкой. Кормушки устанавливаются в секторе сплошного пола, а поилки в секторе с решетчатым полом. В этом случае вода не загрязняется кормом и не загрязняет пол и оперение птицы, как это бывает на сплошных половых покрытиях без подстилки, когда поилки и кормушки располагаются в непосредственной близости друг от друга.

Особую тревогу у специалистов в области благополучия животных вызывают технологии получения жирной печени. Насильственное кормление уток осуществляют в последние две недели откорма. При этом птице индивидуально при помощи воронки и резинового зонда в пищеварительный тракт дважды за день вводят до 750 г высококалорийного корма, добиваясь жирового перерождения печени. Эта

[131] *Rodenburg T. B., Bracke M. B. M., Berk J. et al.* Welfare of ducks in European duck husbandry systems // World's Poultry Science Journal. 2005. Vol. 61. No 4. P. 633–646.

технология остается на сегодня самой сомнительной с точки зрения человеческой морали и состояния благополучия птицы. Каждому принудительному кормлению утки предшествует поимка и физическое ограничение свободы. Очевидно, не требует физиологического обоснования то, что птица в таких условиях испытывает как психический дискомфорт (испуг, лишение свободы), так и физическую боль от проталкивания резиновой трубки в глотку и пищевод, а также боль, возникающую вследствие нарушений обмена веществ и патогенеза печени. Низкий уровень благополучия птицы не вызывает сомнений. Еврокомиссия еще в 1998 г. осудила технологию получения «foie gras» и признала ее не соответствующей современным представлениям европейского сообщества в части благополучия животных[132]. Однако коммерческая выгода от получения утиной печени столь велика, что французские птицеводы не обращают внимания на рекомендации Евросоюза.

СВИНОВОДСТВО

Аналогично бройлерному птицеводству в свиноводстве эффективность отрасли строится на применении современных методов селекционной работы. В промышленном свиноводстве распространены породы и кроссы с высокой скоростью роста и большой живой массой животных. При создании кроссов и пород селекционеры уделяли недостаточное внимание гармоничному развитию животных. Да это, вероятно и невозможно: гипертрофия скелетных мышц возникает за счет недоразвития других тканей и органов.

В современном свиноводстве используются животные со слабыми конечностями. В процессе роста поросят конечности отстают в своем развитии от других частей тела. В результате к моменту убоя масса тела свиней достигает такой величины, которая создает избыточные нагрузки на конечности. Такие животные страдают от болей в суставах, стараются больше времени проводить в лежачем положении.

Свиноводы частенько наблюдают у свиней в общем-то не свойственную этим животным позу — сидение по-собачьи. Вначале животные хромают, но активно передвигаются. Когда же болезненность конечностей достигает критической величины, животные «садятся». В тяжелых случаях развивается парез задних конечностей. Животные передвигаются в положении сидя, т. е. волокут заднюю часть тела за счет переставления передних ног.

Так же, как у бройлеров, у домашних свиней сердце и легкие отстают в развитии от скелетной мускулатуры и на этом фоне возникают проблемные ситуации с патологическими последствиями. Сердечно-легочная недостаточность имеет яркое выражение при физических нагрузках свиней. K. Dammrich (1987) показал, что свиньи современных пород отличаются слабым развитием сердечной мышцы. Масса сердца по отношению к живой массе составляет (например, у свиней породы ландрас) величину 0,2%, что в два раза ниже показателя диких свиней. Сердце свиней работает с постоянной перегрузкой, о чем свидетельствуют электрокардиографические исследования. Домашняя свинья является единственным видом в кругу домашних животных, у которого имеет место изменение в соотношении фаз сердечной деятельности. Так, если у других животных фаза отдыха после диастолы занимает 60% и более времени от продолжительности всего сердечного цикла, то у свиньи на фазу отдыха приходится менее 50% времени сердечного цикла. По этой причине адаптационные возможности свиней чрезвычайно ограничены.

При физических нагрузках (погрузка, транспортировка, разгрузка) у животных развивается ишемическая болезнь сердца (дефицит кислорода в сердечной ткани),

[132] Welfare aspects of the production of foie gras in ducks and geese. Scientific Committee on Animal Health and Animal Welfare. 1998.

которая завершается инфарктом и гибелью животного. На протяжении многих лет свиней селекционировали по мясным качествам (минимальный слой жира, мраморность мяса) с использованием галотанового теста. В конечном счете оказалось, что ген галотановой чувствительности связан не только с мясными качествами (постное мясо), но и со стресс-устойчивостью животных. В литературе многократно описаны случаи распространенной внезапной смерти свиней от сердечной недостаточности (P. V. Tarrant, 1989; D. M. Broom, 1992; T. Grandin, 1999).

Таким образом, и в свиноводстве налицо негативные последствия селекционной работы с точки зрения обеспечения благополучия животных.

МЯСНОЕ СКОТОВОДСТВО

На мясной скот были распространены те же принципы селекционного отбора, что в птицеводстве: поощрялись высокие темпы прироста живой массы, большая живая масса в конце откорма. В результате мясной скот унаследовал от этой селекционной стратегии те же проблемы опорно-двигательного аппарата. Большая мышечная масса мясного скота создает избыточные нагрузки на конечности животных. Проблемы проявляются прежде всего в состоянии задних конечностей и таза. Бурситы и хромота — признаки болезненности при движении животных. Хронические боли в области тазобедренного, коленного и скакательного суставов дают основания говорить о низком уровне благополучия животных в мясном скотоводстве. О том, что это действительно серьезная проблема мясных животных, свидетельствует послеубойное изучение суставов. У тяжелых быков и кастратов обнаруживают изменения структуры хрящевой части суставов.

Другой проблемой мясного скотоводства является недоразвитие костей таза. Во-первых, узкий и подвижный таз служит плохой опорой для задней конечности тяжелого животного. Отсюда возникают нарушения походки и хромота. Во-вторых, узкий таз усложняет процесс воспроизводства животных этого типа. Коровы мясных пород рождают крупных телят, размер которых не соответствует размерам таза роженицы. Поэтому возникают предпосылки для развития проблем родового и послеродового периодов. В мясном скотоводстве распространено кесарево сечение. Эта полостная хирургическая операция сама по себе небезопасна для здоровья и жизни любой самки. Повторное сечение имеет дополнительные проблемы: трудное заживление поврежденных тканей.

Специалисты отмечают, что кесарево сечение сопряжено и с опасностью внутреннего заражения коровы. Повторные полостные вмешательства сопровождаются образованием спаек с болезненными последствиями для коровы. Наконец, у хирургов есть необходимая аргументация против системных кесаревых сечений по причине болезненности этой процедуры в целом и небезвредности многократных применений средств общего и местного наркоза.

Таким образом, недоразвитый таз мясных коров усугубляет и без того далекое от идеального состояние благополучия животных этого продуктивного типа.

28.2. БЛАГОПОЛУЧИЕ ОБЪЕКТОВ РАЗВЕДЕНИЯ В АКВАКУЛЬТУРЕ

Отрасль рыбоводства мы решили вынести в отдельный подраздел, поскольку окончательного отношения общественности и научного сообщества к благополучию рыбы пока не сформировано. Как правило причина этого кроется в том, что физиология высшей нервной деятельности рыбы и, тем более, психология рыбы остаются недостаточно изученными разделами биологии.

Однако последние научные разработки по данному вопросу позволяют сделать

вполне конкретные и аргументированные заключения. Значимость обобщений результатов исследований, выполненных на рыбах, определяется и тем, что они помогают лучше понять и проблемы благополучия высших позвоночных животных и человека.

Определенность в отношении к благополучию рыб в процессе рыборазведения может появиться тогда, когда будет существовать ясность относительно следующих биологических свойств, которые определенно характерны для высших позвоночных.

Во-первых, являются ли рыбы *чувственными* животными?

Во-вторых, испытывают ли рыбы *физическую боль*?

В-третьих, испытывают ли рыбы *испуг* и *страх*?

В-четвертых, развивается ли у рыб *психологический стресс*?

Если мы сможем дать утвердительные ответы на эти вопросы, то будет доказана правомерность применения регулирующих отношения человека и животных на основе благополучия рекомендательных и законодательных международных и национальных документов и в области рыборазведения.

Термин «благополучие» в общем виде характеризует «качество жизни» животных[133]. В свою очередь, оценку качества жизни можно произвести через измерение констант гомеостаза и проявления когнитивной психики (при условии, что таковая у рыб имеется). Следовательно, предпосылкой статуса благополучия у рыб выступает *чувственность* их психики. Другими словами, если к рыбам применимо понятие «благополучие», то они должны проявлять когнитивные способности, характерные для других чувственных животных[134].

[133] *Fraser I. J. H., Fraser D.* Understanding animal welfare // Animal Welfare / Ed. M. S. Appleby, B. O. Hughes. CAB International. University Press, Cambridge, 1997;

[134] *Chandroo K. P., Duncan I. J. H., Moccia R. D.* Can fish suffer? Perspectives on pain, fear and stress // Appl. An. Behaviour Sci. 2004. No 86. P. 225–250.

КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ РЫБ

Свидетельством наличия простейших когнитивных процессов (сознания) у животного рассматривается осведомленность самого животного о действии на него внутренних и внешних стимулов. Данное явление лежит в основе сознания как «способности генерировать ментальную картину, в которой происходит интеграция разнообразной информации с целью управления поведением»[135]. Именно сознание предполагает разные мотивационные состояния поведения, известные как страх, боль, голод, жажда, удовольствие. Эти состояния определяют качество жизни и, следовательно, могут быть использованы для оценки уровня благополучия животного, несмотря на их субъективную природу.

Объективно наличие сознательных мотивационных состояний у рыб доказывают результаты исследований анатомии, физиологии и поведения разных видов рыб. Доказательством наличия или отсутствия когнитивных способностей может выступать характер ответных реакций животного на стимулы. Поведение по принципу «стимул–ответная реакция» относится к категории безусловных рефлексов и отражает наличие у животного примитивной чувственной психики. В англоязычной литературе данный тип поведенческих ответов животных называется «процедурной репрезентацией» в противовес «декларативной репрезентации» у животных со сложной когнитивной психикой. Когнитивная психика предполагает в ответ на действие того же стимула иную реакцию. Она включает избирательную реактивность животного (оценку биологической значимости стимула), ожидание и целенаправленные локомоции, т. е. когнитивная психика обеспечивает избирательность поведения и более высокую адаптивную результативность поведения.

[135] *Edelman G. M., Torony G.* Universe of Consciousness. Basic Books. USA, 2000.

У рыб имеются нейроанатомические, физиологические и поведенческие атрибуты когнитивной психики и, следовательно, свидетельства аффективных состояний, которые, в свою очередь, доказывают *наличие страданий у рыб*. Несмотря на большие различия в строении мозга рыб и высших позвоночных животных, головной мозг рыб, тем не менее, включает ряд структур с функциями, которые у высших позвоночных возлагаются на отсутствующие у рыб большие полушария с их корой и подкорковыми ганглиями. Электрофизиологические исследования мозга рыб выявляют многие аналогии функций их мозга и мозга высших позвоночных. Наконец, исследования поведения рыб не дают оснований для того, чтобы оценивать поведение рыб как примитивное по схеме «стимул–ответная реакция». Свой личный опыт рыбы формируют при помощи тех же инструментов, что и высшие позвоночные. Для них характерен импринтинг, реакция следования, научение методом подражания, условные рефлексы второго и третьего порядка.

ПОВЕДЕНИЕ РЫБ КАК РЕЗУЛЬТАТ КОГНИТИВНОЙ ПСИХИКИ

В литературе имеются немногочисленные, но убедительные экспериментальные доказательства[136] наличия у рыб сознания и примитивного мышления на основе анализа их поведения (J. D. Kieffer, P. W. Colgan, 1992; B. I. B. Lindahl, 1997; P. K. McGregor et al., 2001; M. F. Wulliman и E. Rink, 2002).

Рыбы способны извлекать из внешней среды информацию, с тем чтобы использовать ее для оптимизации своего поведения в будущем, причем наблюдая за происходящим вокруг и извлекая полезную информацию, рыбы не прибегают к помощи метода проб и ошибок. Они взвешивают биологическую ценность стимулов и выбирают из них наиболее значимые. Реакция же на эти стимулы может иметь отсроченный характер или же проявляться в ответ на условные стимулы второго порядка.

P. K. McGregor et al. (2001) экспериментально продемонстрировали, что петушки (Betta splendens) обладают развитой способностью к условно-рефлекторному научению и индивидуальному распознаванию. Бойцовые рыбки, наблюдая со стороны за схваткой других рыб, запоминают особенности своих потенциальных противников. Впоследствии при встрече с ними они ведут себя сообразно ранее полученной о противниках информации. К потерпевшему в предыдущем бою отношение одно — доминирование. К победителю сторонний наблюдатель относится настороженно с готовностью отступить в любой момент. Причем индивидуальное отношение наблюдателя к особям в паре победитель-побежденный проявляется на достаточном удалении — на расстоянии зрительного восприятия. Об уровне агрессии говорит интенсивность окраски самца.

Oliveira et al. (1998) также обратили внимание на то, что петушки хорошо и долго помнят и своих обидчиков, и тех, кого они побеждали. Поэтому при случайной встрече самцов они избирательно проявляют разный уровень агрессивности на основе своего предшествующего опыта.

Самки бойцовых рыбок учитывают свои наблюдения за поведением самцов в драках при выборе полового партнера при размножении (C. Doutreland, P. K. McGregor, 2000).

Индивидуальное узнавание не ограничивается видами бойцовых рыб. Так, у ручьевой форели описано агрессивное поведение на основе индивидуального узнавания при формировании и поддержании иерархических отношений в стае, а также в территориальных спорах. J. I. Johnsson (1997)

---

[136] *Topal J., Csanyi V.* Interactive learning in the paradise fish (Macropodus opercularis): an ethological interpretation of the second-order conditioning paradigm // Anim. Cognit. 1999. No 2. P. 197–206.

свидетельствует, что радужная форель располагает когнитивными способностями распознавать других рыб и изменять свое поведение сообразно ранее полученному опыту общениями с этими особями.

J. I. Johnsson и A. Akerman провели интересный опыт на форели[137]. Они предлагали самцу из группы со сложившейся иерархией посмотреть со стороны (через стекло) за боем двух других самцов, один из которых в группе занимал по отношению к наблюдателю более высокое или более низкое положение, после чего наблюдателя помещали или с победителем, или с побежденным самцом. Оказалось, что «наблюдатель» первое время вел себя сообразно результату боя, свидетелем которого он был, т. е. к побежденному самцу он проявлял повышенную агрессивность, несмотря на то, что в группе наблюдатель занимал более низкое иерархическое положение. К победителю наблюдатель относился с осторожностью, несмотря на более низкое положение последнего в группе. Правда, через определенное время все возвращалось «на круги своя». Тем не менее, эти опыты убеждают в том, что рыбы пытаются предвидеть события на основе полученного зрительного опыта и опыта личных контактов.

Агрессивные виды рыб сообщают о своих намерениях на расстоянии, т. е. проводят «психологическое» воздействие на оппонента. K. I. O'Connor et al. (1999, 2000) обнаружили, что атлантический лосось еще до начала драки пытается подавить своего противника за счет изменения окраски тела. Усиление интенсивности окраски тела у одного из противников снижает уровень агрессивности у другого. В то же время если один из соперников чувствует себя побежденным, его окраска блекнет. Для обмена информацией на расстоянии путем изменения окраски тела пользуются и другие виды рыб: петушки, камбалы, эпиплатисы, горбуша, горчак.

Таким образом, в настоящий момент доступна убедительная доказательная база того, что рыбы обладают способностью избирательно оценивать внешние стимулы, запоминать результаты их воздействия на других, индивидуально узнавать друг друга и интерпретировать полученную информацию при формировании своего собственного поведения в будущем. Все эти наблюдения убеждают в том, что рыбы способны научаться через зрительную оценку событий с последующим переносом увиденного на свой личный опыт, т. е. *у рыб имеются зачатки сознания и когнитивной психики.*

МОТИВАЦИОННЫЕ АФФЕКТИВНЫЕ СОСТОЯНИЯ РЫБ

Мотивации на основе аффективных (неприятных или некомфортных) состояний характерны для животных с когнитивной психикой. Как уже говорилось ранее, мотивация — это усиленная эмоцией потребность. Эмоция повышает адаптивность поведения. Правомочен вопрос: имеется ли у рыб анатомическая основа для возникновения эмоций? Ведь у высших позвоночных происхождение эмоций ассоциируется с лимбической системой, в которую попадают как корковые, так и подкорковые структуры головного мозга, которых у рыб просто не существует в силу их эволюционно низкого положения в царстве животных. Однако методами морфофункциональных исследований, применения фармакологических препаратов и наблюдения за поведением рыб получено большое количество свидетельств того, что у рыб имеются структуры, отвечающие за возникновение эмоций, развитие памяти и формирование научения, т. е. у рыб имеется морфофункциональная основа для формирования аффективных состояний в отсутствие больших полушарий.

[137] *Johnsson J. I., Akerman A.* Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents after contest behaviour in rainbow trout // Anim. Behav. 1998. No 56. P. 771–776.

Лимбическая система рыб. Экстирпация конечного мозга у рыб приводит к развитию последствий, характерных для высших позвоночных с разрушенным гиппокампом, т. е. к потере избирательности при оценке стимулов, потере памяти и неспособности к научению. У рыб в составе конечного мозга обнаружен центр, функционально аналогичный миндалинам высших позвоночных. Повреждение и электрическая стимуляция этой структуры головного мозга рыб сопровождается изменениями агрессивного состояния, развитием (купированием) тревоги и страха. Гипоталамус рыб помимо регулирования вегетативных функций отвечает за половое поведение и интеграцию афферентных потоков под влиянием внешних и внутренних стимулов, включая те, что поступают от аналогов гиппокампа и миндалин конечного мозга, т. е. участвует в формировании эмоций.

Таким образом, у рыб имеется *морфологическая основа эмоциональных состояний*.

Допаминергическая система. У высших позвоночных нейроны среднего мозга, обладающие допаминовой секрецией, направляют свои аксоны к структурам лимбической системы. Их активность связана с научением и состоянием удовольствия. Существуют доказательства, что у рыб допаминовая система участвует в формировании мотивационных состояний, как и у высших позвоночных. Она определяет чувство тревоги и страха. Антагонисты допаминергической системы (амфитамин и апоморфин) при экспериментальном введении рыбам дают такие же поведенческие эффекты, что и у млекопитающих, т. е. провоцируют состояния удовольствия и эйфории, подавляя реакции тревоги и страха.

У рыб допаминергические нейроны локализованы вместе с клетками, продуцирующими вещество «P» (R. Mattioli et al., 1997). Его выработку у рыб исследователи приписывают вентральным отделам конечного мозга. Появление вещества «P» связано с активизацией допаминергических нейронов. По данным E. M. Santangelo et al. (2001), вещество «P» повышает результативность научения золотых рыбок методом избегания болевых стимулов. Интересно заметить, что у рыб можно вызвать состояние, аналогичное болезни Паркинсона, которое имеет в своей основе нарушение допаминергической проводимости. Введение рыбам производных мепередина разрушает допаминовую систему и вызывает специфические проявления болезни — нарушение мышечного тонуса и зрения.

Таким образом, у рыб существует и гуморальная база для формирования эмоциональных состояний. Как и у высших позвоночных, она включает, как минимум, допаминергическую систему в составе вентральной части конечного мозга и вещество «P».

БОЛЬ У РЫБ

N. G. Gregory[138] справедливо замечает, что мало кто сомневается в наличии боли у рыб. Однако вопрос, какой характер боли испытывают рыбы, остается открытым. Нет никаких убедительных доказательств того, что боль у рыб имеет какие-то свои, отличные от высших позвоночных механизмы рецепции и центрального формирования. У рыб обнаружены периферические ноцицепторы, биохимические медиаторы передачи ноцицептивной афферентации и центральные структуры формирования чувства боли в составе спинного и конечного мозга.

Периферические рецепторы боли. Как и у млекопитающих, у рыб описаны нервные волокна двух типов, имеющие отношение к передаче ноцицептивной афферентации. Раздражение A_Δ-волокон у радужной форели вызывает реакции, характерные для острой колющей боли

[138] *Gregory N. G.* Do fish feel pain? // Surveillance. 1999. No 26. P. 8–10.

млекопитающих. С-волокна у человека ассоциируются со жгучей и тупой ноющей болью. Судя по поведенческим реакциям, С-волокна у рыб имеют сходную специализацию (L. U. Sneddon et al., 2003). Как анатомические, так и физиологические методы исследований дают основания утверждать, что у рыб имеются ноцицепторы двух типов — одномодальные и полимодальные. A_{Δ}- и С-волокна в составе тройничного нерва форели активируются механическими, термическими и химическими раздражителями. Следовательно, они обслуживают полимодальные рецепторы боли у форели.

Сходные результаты были получены и при изучении тройничного нерва у примитивных рыб — у миног. В ответ на действие повреждающих раздражителей на кожу была зарегистрирована повышенная электрическая активность тройничного ганглия головы и дорзальных клеток спинного мозга миноги.

В передаче и модуляции болевого потока у рыб участвует несколько трактов (T. E. Finger, 2000). Спинальные восходящие тракты оказались древними путями передачи афферентного потока боли в головной мозг. У рыб описаны спиноталамический, спиномезэнцефальный, спиноретикулярный, а также лемнисковый путь передачи болевого афферентного потока. Присутствие нескольких нейропептидов в структурах ноцицепции указывает на то, что они имеют отношение к формированию чувства боли и у рыб. Особенностью ноцицепции рыб является то, что в этом процессе задействована и автономная нервная система.

Гистохимические исследования системы тройничного нерва выявили в ее структурах полипептид, известный как вещество «Р». У млекопитающих этот полипептид выступает в качестве нейромедиатора боли. Такую же роль он выполняет и у рыб (M. M. Weld и I. Maler, 1992). В структурах головного мозга форели обнаруживается мепередин при повреждающих воздействиях на тело рыб.

В литературе приводится большое количество свидетельств, указывающих на участие аденокортикотропного гормона и эндогенных опиатов в формировании чувства боли у рыб. В опытах добавление в воду морфина приводило к утрате чувствительности золотой рыбки к электрическим разрядам. L. S. Chervova (1997) указывает на то, что опиатные и другие обезболивающие вещества изменяют поведение рыб таким образом, что позволяют уверенно говорить об обезболивающем эффекте этих веществ и в отношении рыб. В центральных структурах рыб обнаружены опиоидные рецепторы.

Ретикулярная формация, средний мозг, таламус, гипоталамус и структуры лимбической системы представляются релейными станциями в генерировании чувства боли. Центральным же интегрирующим органом выступает плащ конечного мозга. У рыб понятие «плащ» включает все поверхностные структуры серого вещества конечного мозга. Именно в структуры плаща и уходят проекции релейных нейронов. Учитывая, что структуры плаща участвуют в переработке соматосенсорной, визуальной, ольфакторной, акустической, тактильной сенсорики, а также сенсорики других модальностей, можно считать плащевые образования рыб аналогом коры больших полушарий высших позвоночных. Поэтому считается, что плащевые структуры конечного мозга рыб обеспечивают сложные психические процессы, например процесс научения на основе избегания, габитуацию, социальное поведение, эмоциональное научение (G. Riedel, 1998; M. Portavella et al., 2002).

В целом очевидно, что рыбы обладают хорошо выраженной способностью воспринимать, адекватно оценивать и отвечать на болевые раздражители. Ноцицепция у рыб выступает в качестве одного из элементов когнитивной психики и, следовательно, формирует сознание этих животных. Боль у рыб может быть причиной страданий.

ИСПУГ И СТРАХ

Испуг — это некомфортное состояние, вызванное неопределенностью и вероятным появлением опасности.

Страх — это физиологический ответ на уже очевидную опасность. Оба этих состояния — испуг и страх — являются сильными внутренними причинами (мотивациями), вынуждающими животное как можно скорее уклониться от источника опасности.

Страх у рыб диагностируется по частоте движений жаберных крышек и поведенческим реакциям. Последние характеризуются как ярко выраженные быстрые и резкие маневры.

Поведенческие реакции испуга и страха являются компонентами оборонительного поведения. В формировании эмоций испуга и страха участвуют гиппокамп и миндалины. У рыб реакция страха подавляется при внутричерепном введении N-метил-D-аспартата. У многих рыб эмоции испуга и страха развиваются под влиянием экстракта из кожи травмированных рыб. Однако у рыб под воздействием препарата бензодиазепина кожный фактор тревоги не действует. Очевидно, что испуг и тревога у рыб имеют нейро-гуморальную базу.

У рыб быстро вырабатываются условнорефлекторные ответы в форме испуга на нейтральные условные раздражители. С нейро-физиологической точки зрения эти рефлексы увязывают с функцией гиппокампа и миндалин. Если гиппокамп формирует эмоцию, то миндалины ассоциируют эмоцию страха или испуга с нейтральным стимулом, т. е. у рыб временные связи при выработке данного условного рефлекса образуются между гиппокампом и миндалинами — в структурах лимбической системы.

Итак, нейрофизиологические и поведенческие характеристики страха и испуга у рыб дают все основания для того, чтобы отнести их к элементам когнитивной психики.

ПСИХОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ СТРЕССА У РЫБ

Многочисленные исследования показали, что у рыб объективными индикаторами стрессового состояния служат гормональные изменения: повышение концентрации адреналина и кортизола в крови. Для стрессированных рыб характерны и специфические изменения в поведении. Однако психологическая составляющая стресса долгое время оставалась неясной.

Исследования последних лет свидетельствуют, что стресс у рыб проявляется не только в виде физиолого-биохимического ответа, но и в изменениях морфологического состава крови. При успешной адаптации рыбы к стресс-фактору у нее остается памятный след, который проявляется в изменении поведения при повторном предъявлении стимула (B. A. Barton, 1997), т. е. существуют основания для применения по отношению к рыбам такого понятия, как «психологический стресс».

C. B. Schreck et al. (1995) одними из первых заговорили о психологическом стрессе рыб на основании экспериментальных данных. Авторы выработали у чавычи условный рефлекс на стресс-фактор (резкое снижение уровня воды в бассейне). У рыб с таким условным рефлексом концентрация кортизола в крови при воздействии другого стресс-фактора (транспортировка рыбы) была ниже по сравнению с контрольными особями, т. е. в процессе реакции адаптации к стресс-фактору в психике рыбы происходят изменения.

Хорошо изучен психологический стресс у социальных рыб с выраженной иерархической структурой в группе (G. A. Wedemeyer, 1997; R. Zayan, 1991). Выделяют три стадии в развитии психологического стресса у рыб. На первой стадии развивается страх и тревога. На второй стадии наблюдают определенные изменения в социальном поведении рыб. Знакомые особи воспринимаются как источники опасности, а незнакомые рыбы — как источники угрозы. На третьей стадии у рыб

происходят изменения психики, которые позволяют социально стрессированным рыбам предвидеть присутствие или действия соплеменников, создающих социальный стресс.

У рыб со стабильной групповой иерархией выделяются доминирующие особи, субдоминанты и субординанты. Существуют доказательства, что субординанты постоянно находятся в ожидании агонистических действий со стороны доминирующих рыб. Поэтому субординанты испытывают психологический дискомфорт и стресс. Причем наблюдения за радужной форелью, камбалой свидетельствуют о том, что субординантные особи больше страдают от страха в присутствии доминантных особей, чем от реальной опасности. У субординантов серотонинергическая система находится в состоянии постоянного напряжения (S. Winberg et al., 1996). Поэтому подчиненные особи пребывают в подавленном состоянии и демонстрируют пониженную локомоторную активность (O. Overli et al., 1999). Концентрация серотонина в мозговой ткани рыб повышается в присутствии хищника.

Таким образом, очевиден факт, что у рыб в неблагоприятных жизненных условиях проявляются элементы психологического стресса.

Заключая вышеприведенный материал можно утверждать, что *для рыб характерны чувство боли, эмоции страха и испуга, психологический стресс.* Все это убеждает в наличии у рыб достаточно сложной когнитивной психики. Поэтому очевиден вывод: рыбы обладают способностью к страданиям. Следовательно, в рыборазведении должны быть свои требования, обеспечивающие общепринятые представления о благополучии животных.

Среди технологических приемов в рыборазведении проблемными с точки зрения благополучия рыб являются следующие: плотность посадки рыб в бассейны и садки, физико-химические свойства воды как среды обитания рыб, технологии кормления, искусственное воспроизводство, генетические манипуляции, обращение с рыбой (отлов, осмотр, ветеринарные обработки), транспортировка и убой. Международных регламентирующих документов типа Рекомендаций Евросоюза по благополучию животных для рыбоводной отрасли животноводства пока не существует.

28.3. ИСКУССТВЕННОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ И БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ

Искусственное осеменение получило широкое распространение в животноводстве в последние 50 лет. В купе с селекционными методами искусственное осеменение позволяет получать полезные для человека генетически закрепленные изменения в организме животных. Этот метод нашел широкое применение в скотоводстве, свиноводстве, птицеводстве. Однако техника искусственного осеменения и техника трансплантации эмбрионов вызывают нарекания у специалистов в области благополучия животных.

Крупный рогатый скот. В Европе более 90% поголовья коров осеменяется искусственно. Преимущества искусственного осеменения над естественным осеменением очевидны. Получая от быка-производителя 2–4 эякулята в неделю, специалисты результативно осеменяют его спермой не менее 2000 коров. Технология глубокого замораживания спермы дает возможность заготавливать и хранить сперму на протяжении десятилетий. Успешное и активное внедрение искусственного осеменения не означает, что этот технологический прием безупречен с позиции здоровья и благополучия животных.

Быки-производители всю жизнь содержатся в изоляции. Система их кормления ориентирована лишь на получение качественной спермы в достаточном количестве. Процедура получения спермы сомни-

тельна не только в моральном отношении. Она небезвредна для здоровья животных (P. F. Charoweth, 1983)[139]. Половые рефлексы у быка преднамеренно извращены, удовлетворяются лишь самые необходимые витальные потребности животного.

Коровы осеменяются при помощи катетера, который вводится через влагалище в шейку матки. Предполагается, что шейка матки в этот момент открыта и фиксируется рукой ветеринарного специалиста через прямую кишку. В целом, процедура выглядит безболезненной. Однако едва ли можно говорить о ее комфортности и благополучии коровы в этот момент. Очевидно, что в станке для искусственного осеменения корова лишена возможности двигаться и, тем более, проявлять нормальные стереотипы полового поведения и испытывать те ощущения, которые самка испытывает при естественном половом акте.

Свиньи. Хряк-производитель приучается делать садку на чучело, отдаленно напоминающее свинью. При этом эякуляцию самца провоцируют путем ручной мастурбации. Обыкновенно сперму от хряка получают два раза в неделю.

Удержать свинью в состоянии половой охоты не составляет труда, поскольку для свиньи на этой стадии полового цикла характерно «замирание» при любом прикосновении к животному. Однако введение катетера со спермой в половые пути свиньи имеет некоторые сложности. В силу анатомических особенностей половой системы свиньи катетер должен быть направлен во влагалище самки под заданным углом. В противном случае он может войти в мочевой пузырь, т. е. искусственное осеменение свиней может быть успешным и не наносит ущерба здоровью самки только при условии, что оно выполняется квалифицированным специалистом.

Мелкий рогатый скот. Искусственное осеменение овец и коз не получило широкого распространения. Например, в Великобритании ежегодно этим методом осеменяется всего около 17 000 овец. Однако в том случае, когда оно применяется, благополучие животных явно нарушается. Речь не идет о методах отлова и фиксации животных, которые стрессируют этих пугливых животных. Если получение спермы от тренированного самца не вызывает опасений, то осеменение самок несет в себе некоторый риск для их здоровья по причине особенностей строения половой системы, в частности шейки матки. Осеменение овцы технически более сложная процедура по сравнению с искусственным осеменением коровы или даже свиньи. Поэтому в качестве альтернативного варианта цервикального метода используется метод лапароскопии. Экстрацервикальный метод введения спермы предполагает общую и локальную анестезию и хирургическое вмешательство. Этот вариант искусственного осеменения может быть осуществлен лишь высококвалифицированным ветеринарным специалистом. Поэтому искусственное осеменение мелкого рогатого скота встречает вполне обоснованную обеспокоенность велфеаристов — ученых, занимающихся изучением благополучия животных.

Индейки. Современные мясные породы и кроссы индеек, как указывалось выше, имеют столь большую живую массу, что птица стала неспособной к естественному спариванию. Поэтому применение искусственного осеменения в индейководстве стало нормой. У самцов-производителей получают сперму 2–3 раза в неделю для последующего искусственного осеменения самок. Техника получения спермы заключается в следующем. За 4–6 часов до отбора спермы индюков прекращают кормить и поить. Самца помещают на специальный столик и 2–3 раза нажимают на живот чуть ниже клоаки. Эти мастурбирующие действия приводят к эрекции полового члена и извержению семени. Давление на живот не должно быть слишком

[139] *Charoweth P. F.* Sexual behaviour of a bull // Dairy Sci. 1983. No 16. P. 173–179.

сильным чтобы не вызвать внутренних повреждений (геморрагию прямой кишки и мочеточников). В противном случае отбор пробы у индюка будет сопровождаться болезненными ощущениями.

Подготовка самок к искусственному оплодотворению имеет специфику. В возрасте 22 недель начинают фотостимуляцию самок[140], которая приводит к ускорению развития фолликулов. Через 10 дней мембрана, закрывающая вход в яйцевод индейки, рассасывается. Катетер со свежей спермой вводят на 2–3 см в яичник самки, куда сперму и впрыскивают. Осеменение повторяют до трех раз в неделю, но не реже одного раза в 10 дней. В целом процедура безболезненна для самки. Однако поимка и фиксация пугливой птицы на время осеменения явно ее стрессирует.

28.4. ТРАНСПЛАНТАЦИЯ ЭМБРИОНОВ И БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ

Под трансплантацией эмбрионов понимают технологию, которая состоит из искусственного осеменения донора, последующего извлечения эмбриона из половых органов самки-донора и его пересадку в половые органы второй самки (суррогатной матери).

До середины 1970-х гг. трансплантацию эмбрионов проводили главным образом сложным хирургическим методом. Это приводило к образованию нежелательного рубца на матке самки. В настоящее время разработана и получила широкое распространение методика нехирургической трансплантации, или методика вагинально-цервикальной трансплантации эмбрионов. Однако ее применимость ограничивается крупными животными, главным образом крупным рогатым скотом и лошадьми. В отношении мелкого рогатого скота, свиней и оленей применяется хирургический метод. Особенно проблематично применение нехирургического метода трансплантации эмбрионов у свиней из-за морфологических особенностей этих животных.

КРУПНЫЙ РОГАТЫЙ СКОТ

Основная задача, которую ставят перед собой селекционеры, прибегая к трансплантации эмбрионов, заключается в дальнейшем совершенствовании породы, популяции или стада. Технология позволяет от одной пары выдающихся производителей получить несколько десятков потомков за год. При селекции крупного рогатого скота это очень эффективный метод. У этого вида животных продолжительная беременность (9 месяцев), низкая плодовитость (обычно корова приносит одного теленка за год), поздно наступает половая и физиологическая зрелость. Поэтому процесс создания породы в прошлые годы занимал десятилетия. Трансплантация эмбрионов сокращает время на создание и совершенствование пород скота радикальным образом. Однако следует выяснить, как соотносится этот метод разведения животных с их благополучием.

Для интенсификации получения от коровы эмбрионов применяют гормональную стимуляцию суперовуляции. Существует несколько методик стимуляции. Многие из них укорачивают половой цикл коровы. Поэтому за год от нее получают намного больше яйцеклеток и, следовательно, эмбрионов, чем в естественных условиях. Достигается такой результат за счет многократного введения самке простагландинов и фолликулостимулирующего гормона. Процедура стимуляции овогенеза может включать до 10 инъекций гормональных препаратов. В результате такой гормональной «накачки» собственный эндокринный аппарат коровы подвергается необратимым изменениям[141].

[140] *Blocklehurst M.* Talking Turkey. Spring, 1991.

[141] *Seidel G. E., Elsden R. P.* Embryo Transfer in Dairy Cattle. Hoard's Dairyman, 1989.

В последнее время ученые небезуспешно разрабатывают методику ультразвуковой стимуляции овогенеза, которая обещает получать зрелые яйцеклетки от коров еженедельно.

Применяется также методика послеубойного получения зрелых яйцеклеток у телок с последующим оплодотворением *in vitro*.

Современная технология обеспечивает одноразовую овуляцию сразу 10 яйцеклеток. Осеменение производят дважды: через 12 часов после начала течки и через 12 часов после первого осеменения. Понятно, что двукратное осеменение повышает риск внесения инфекции в половую систему коровы.

Через неделю после успешного осеменения эмбрионы извлекаются из рогов матки методом «вымывания». Для этого через закрывшуюся шейку матки вводят жесткий катетер. Дополнительно в матку помещается и надувается резиновый баллон размером в 5 см для того, чтобы вымывающая жидкость не вытекала раньше времени. Затем вытекающую из матки жидкость собирают и выделяют из нее эмбрионы. Промывание матки повторяется несколько раз.

Вся эта процедура требует высокой квалификации ветеринарных работников и большой аккуратности. Катетер способен травмировать шейку матки и ее слизистую оболочку. Чрезмерно быстрое наполнение баллона воздухом также сопряжено с риском: травмируется слизистая матки. Человек начинает квалифицированно выполнять эту операцию только после многократных тренировок. По данным G. E. Seidel и R. P. Elsden (1989), среднестатистическому ветеринарному работнику для приобретения приемлемого уровня квалификации требуется от 50 до 100 попыток. На подготовку высококвалифицированного специалиста в этой области уходит 1–2 года. Очевидно, что первые пробные попытки ветеринарного работника будут болезненными, если не мучительными для животных.

Еще более мучительную технологию получения яйцеклеток разработали в Канаде (J. D'Silva, T. O'Brien, 1995). Предлагается удалять один из яичников у племенных новорожденных телочек и даже плодов, а затем проводить манипуляции с яйцеклетками *in vitro*. Не требуется доказательств того, что благополучие как телочек, так и коров, у которых изымаются плоды, оставляет желать лучшего.

Перенос эмбрионов в организм суррогатной матери осуществляется хирургическим и нехирургическим методом. Пересадка извлеченных эмбрионов хирургическим путем производится с использованием общего наркоза и местной анестезии, что уже ухудшает благополучие животных.

Для того чтобы обеспечить приживаемость трансплантированного эмбриона в матке суррогатной матери, у донора и суррогатной матери предварительно проводят синхронизацию полового цикла. Поэтому к моменту переноса эмбриона не только у донора, но и у реципиента шейка матки уже закрыта. Следовательно, даже нехирургический вагинально-цервикальный метод переноса эмбриона сопряжен с риском для здоровья реципиента. Для того чтобы ввести эмбрион в тело матки, нужно искусственно открыть ее шейку, что по данным J. Lucke (1991) болезненно и мучительно для коровы-реципиента.

Юридическим признанием плохого благополучия коров как при отборе эмбрионов у доноров, так и их пересадке реципиенту, служит принятый в 1992 г. в Великобритании закон об обязательной эпидуральной анестезии животных при трансплантации эмбрионов. Этот тип анестезии предназначен для купирования сильной боли и мучений. Надо иметь в виду, что сама эпидуральная анестезия требует от исполнителя навыков и при неквалифицированном выполнении грозит животному тяжелыми последствиями — параличом.

Трансплантацию эмбрионов применяют в скотоводстве не только для совершенствования породы или популяции. Эту

технологию стали использовать и для решения чисто коммерческих задач. Например, молочным коровам пересаживают эмбрионы от коров мясного типа. Ожидается, что полученный таким способом теленок более выгоден фермеру, занимающемуся откормом телят на мясо. Однако мясные телята могут быть крупнее, чем телята от молочных коров. Поэтому суррогатной матери труднее вынашивать такой плод. Более того, в этой ситуации роды становятся проблематичными. Крупный плод может не пройти через узкий таз молочной коровы. Таким образом, кесарево сечение планируется изначально.

Технология трансплантации эмбрионов применяется еще с одной целью. Для повышения прибыльности скотоводства в организм суррогатной матери помещаются сразу два эмбриона, т. е. программируется рождение двойни от коровы. В данном случае благополучие суррогатной матери ставится под угрозу с самого начала. Во-первых, двойня повышает нагрузку на организм матери во время беременности, изнашивает ее организм, снижает адаптивные возможности. Во-вторых, рождение двойни, как правило, сопровождается нарушением родового процесса и приводит к развитию послеродовых осложнений у коровы.

Специалисты критически оценивают попытки искусственного рождения двоен: телята-двойняшки рождаются более мелкими, физически слабыми и подверженными инфекционным заболеваниям. По данным J. F. Mee[142], 16,5% телят-двоен погибают в течение 2 первых дней жизни. При изучении около 10 тыс. случаев рождения двоен у молочных коров автор обнаруживает в 12,9% случаев вообще мертворождение. Пятая часть коров, родивших двойни, имела задержание последа и эндометрит в послеродовый период. Таким образом, экономическая целесообразность стимулирования двоен у коров выглядит весьма сомнительной. А негативное влияние этого технологического приема на благополучие животных не требует доказательств.

[142] *Mee J. F.* Incidence and effects of twinning in dairy herds // Irish Vet. Journal. 1991. No 44. P. 14.

МЕЛКИЕ ЖВАЧНЫЕ

Применение искусственного осеменения и трансплантации эмбрионов на некрупных животных технически выглядят более сложными процедурами. У овец, коз и оленей извлечение эмбрионов и их пересадка проводятся только хирургическим путем. Поэтому в случае с мелкими жвачными технология трансплантации эмбрионов неизбежно ухудшает благополучие животных.

Овцы по своей природе относятся к группе животных с половым сезоном. Но оказавшись в категории «выдающихся» представителей своей породы, овцематки за счет искусственной гормональной накачки овулируют каждые 2–3 месяца. Гормоны овцам вводят посредством инъекций или вагинально — путем введения во влагалище губки, пропитанной гормонами. Имплантацию эмбриона осуществляют при помощи лапароскопии. Эндоскоп вводят через разрез стенки живота под общим наркозом.

Даже ветеринарные работники обеспокоены отсутствием регламентирующих документов в отношении трансплантации эмбрионов мелким жвачным. Зачастую эту сложную во всех отношениях процедуру выполняют пастухи (J. D'Silva, T. O'Brien, 1995).

Применение технологии трансплантации эмбрионов на козах и оленях требует особого подхода к животным. Козы отличаются высокоразвитой психикой и чутко реагируют на все посягательства на свое благополучие. Олени — животные очень пугливые. Поэтому частая поимка этих полудиких животных, фиксация в станке и многократные инъекции вызывают у них тяжелые нарушения психики затяжного характера на основе нервного перенапряжения и сдвигов эндокринной регуляции физиологических процессов.

28.5. КЛОНИРОВАНИЕ И БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ

Клонирование продуктивных животных, в конечном счете, служит тем же стратегическим целям, что и трансплантация эмбрионов — повышению прибыльности животноводства. Сама по себе технология клонирования не влияет на благополучие животного, поскольку манипуляции производятся в лаборатории и затрагивают не организм животного в целом, а лишь несколько его клеток. Деление эмбриона и трансплантация стволовых клеток в настоящее время получили распространение лишь в скотоводстве, поскольку именно на крупных животных этот способ воспроизведения животных в техническом отношении наиболее доступен для практического применения. Экспериментальное деление эмбриона теоретически позволяет получить 100 000 клонов в пяти поколениях.

Однако проблемы в сфере благополучия начинаются с момента переноса клонов в организм суррогатной матери. Специалисты в области клонирования признаются, что 10% клонированных телят появляются на свет с тяжелыми патологиями[143]. Гибель новорожденных в процессе родов в случае с клонированными телятами достоверно выше, чем при рождении обычных телят. Живая масса клонированных телят при рождении может достигать величины, в два раза превышающей нормальную массу. Следовательно, их появление на свет возможно лишь при помощи кесарева сечения. А это, как уже неоднократно было отмечено, создает угрозу здоровью матери и проблемы ее благополучия.

По сообщению экспертов в этой области (J. D'Silva, P. Stevenson, 1995), беременность вследствие пересадки клонированных эмбрионов сопровождается частыми абортами. Частота абортирования возрастает от первого поколения клонов ко второму поколению и далее.

Никто не в состоянии сегодня предсказать, к чему приведут эксперименты с межвидовыми пересадками клонированных клеток, например при пересадке клеточных ядер от коровы в ооцит овцы.

Даже столь разрекламированная технология клеточной трансплантации имеет очень низкую результативность. Не более 25% трансплантированных клонированных клеток развиваются в эмбрионы. Не более 30% попыток трансплантации клонированных эмбрионов приводят к развитию полноценной беременности. До последнего времени в печати приводятся сообщения лишь о единичных успешных операциях по клонированию отдельных видов животных (телят, ягнят). Авторы этих опытов не предоставляют информации не только о состоянии благополучия клонированных особей, но и вообще информации об их дальнейшей судьбе.

Интерес к проблеме клонирования животных на современном этапе можно назвать ажиотажным. Поэтому представляется целесообразным более детально рассмотреть эту перспективную технологию воспроизводства животных.

ХРОНОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ТЕХНОЛОГИИ КЛОНИРОВАНИЯ

Строго говоря, в технологии клонирования нет ничего нового или противоестественного. Клонирование как процесс идентичного воспроизводства организма существует с момента зарождения органической жизни на Земле. Деление каоцерватных капель, бесполое размножение (деление клетки) одноклеточных, партеногенетическое размножение червей, неоплодотворенные куры и индюшки, несущие яйца с двойным набором хромосом, «непорочное» зачатие у млекопитающих — все это примеры однополого

[143] *Seidel G. E.* Overview of cloning mammals by nuclear transplantation // Proc. of the Symposium on Cloning Mammals by Nuclear Transplantation. Colorado State Univ., 1992.

воспроизводства, явления редкого, но имеющего место в природе.

Однояйцовые близнецы являют собой две копии генетически идентичного организма. Причем близнецы намного более однородны, чем получаемые клоны в условиях лабораторий. Однояйцовые близнецы, помимо одинакового генома, имеют одинаковый биологический и календарный возраст, живут в одно и то же время. Зачастую они живут в относительно одинаковых природно-климатических, бытовых и социальных условиях.

В человеческом обществе насчитывается 150 млн близнецов. Однояйцовые близнецы появляются в среднем 1 раз на 67 рождений.

У животных явление близнецов изучено меньше, чем у человека. Однако есть все основания считать, что в животном мире доля близнецов не ниже, чем в человеческом обществе. Учитывая то, что вероятность появления близнецов у многоплодных животных выше, и то, что многоплодие в природе широко распространено, очевидно, что количество клонов в животных популяциях огромно.

Начало экспериментального клонирования приходится на 40-е гг. XX в. К этому времени были разработаны методы получения и длительного хранения половых и соматических клеток. В 1943 г., американцы произвели оплодотворение *in vitro*. А через 10 лет, в 1953 г., Р. Бригс и Т. Кинг осуществили замену ядра в икринке африканской шпорцевой лягушки. В 1977 г. американец Д. Гердон сообщил об успешном клонировании более сотни лягушек.

В 1978 г. в Великобритании было произведено экстракорпоральное оплодотворение человека и появился на свет первый ребенок (Луиза Браун), зачатый в пробирке.

В 1981 г. методом клонирования были получены три эмбриона (зародыша) человека. Однако их дальнейшее инкубирование было запрещено.

В 1982 г. были клонированы мыши.

В 1985 г. рождается девочка от суррогатной матери (результат трансплантации).

1987 г. — клонирование человеческого зародыша и культивирование клонов до стадии 32 бластомеров.

1996 г. — рождение пяти нежизнеспособных ягнят, полученных в Эдинбурге (Великобритания) методом клонирования без участия самца.

1997 г. — рождение всемирно известной овечки Долли, полученной методом клонирования в Институте Рослина (Эдинбург).

1997 г. — рождение нескольких клонированных овец, включая троих с человеческим геном фактора свертывания крови IX.

1998 г. — рождение во Франции клонированной телочки.

Таким образом, к началу XXI в. человечество разработало технологию клонирования многоклеточного животного организма. Ученые, по крайней мере, трех стран — США, Великобритании и Франции — теоретически и технологически подготовлены для клонирования человека. Однако вследствие законодательного запрета на этот род деятельности работы по клонированию человека были приостановлены.

Клонирование животных и трансплантация эмбрионов вплотную подводят ученых к технологии получения трансгенных животных. Только средствами трансплантации эмбрионов можно вырастить генетически сконструированные эмбрионы. Это быстрый путь размножить трансгенную линию животных посредством клонирования. К сожалению, технология клонирования ориентирована на удовлетворение потребности человека. Ученые, которые занимаются технологиями клонирования, по-прежнему игнорируют проблемы благополучия животных, с которыми они экспериментируют, отходят от принятой мировым сообществом философии биоцентризма.

КЛОНИРОВАНИЕ: БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ И ЭТИКА

По отношению к лабораторным манипуляциям ученых с отдельными клетками нельзя предъявлять претензий этического характера, поскольку понятие «благополучие» распространяется лишь на многоклеточные животные организмы, обладающие психической деятельностью. Но результаты клонирования животных свидетельствуют о том, что эта технология воспроизводства создает угрозу благополучию как самого клона в будущем, так и его суррогатной матери. На момент подготовки данной публикации большинство созданных человеком клонов погибали или в процессе развития беременности (аборт, мертворождение), или в процессе родов. Есть подозрения (никем из специалистов не развеянные), что клонированные животные имеют и непродолжительное постнатальное существование вследствие больших проблем со здоровьем.

Суррогатные матери, привлекаемые к технологии клонирования, многократно испытывают боль, стресс, дискомфорт, болезненные состояния, развивающиеся в процессе родов и в послеродовый период (спайки, эндометрит, дистоция). Следовательно, эта часть технологии клонирования вызывает обоснованное беспокойство со стороны велфеаристов.

Еще одна присущая клонированию проблема заключается в том, что воспроизводство генетически однородных животных означает, что эти животные не только одинаково быстро набирают живую массу, дают сверхпостное мясо и пр., но и одинаково уязвимы для одних и тех же патогенов. Поэтому, случись непредвиденная эпидемия, все стадо (популяция клонированных животных) погибнет. Неизвестны и последствия влияний клонированных животных на природную фауну.

Потеря генетической гетерогенности продуктивными животными при их клонировании может привести к катастрофическим последствиям в животноводстве. Это опасно даже по той причине, что весь ход эволюционного развития был направлен на создание генетической разнородности как в животном, так и в растительном царстве. Генетическая гетерогенность выступает гарантией видовой и популяционной стабильности. А человечеству хорошо известно, к чему приводят разные попытки покорения природы. Последние 100–150 лет истории развития человечества показали, что природу не надо покорять. Покоряя природу, человек разрушает собственную среду обитания. Человек — часть природы. Следовательно, человек получил разум не для самоуничтожения, а для того, чтобы сохранить как можно дольше созданное эволюцией природное разнообразие и равновесие.

Таким образом, с точки зрения человеческой этики клонирование животных в больших масштабах неоправданно даже на фоне кажущейся сегодня сверхприбыльности этого способа воспроизводства.

ГЛАВА 29

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРГАНОВ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ ТРАНСПЛАНТАЦИИ ЧЕЛОВЕКУ
(ксенотрансплантология)

Пересадка органов от животного одного вида животному других видов в рамках экспериментирования практикуется не менее 100 лет. Однако в последние годы во многих лабораториях мира ведутся работы по реальной клинической трансплантации человеку органов животных. Это еще одна отрасль животноводства, благополучие животных в которой вызывает тревогу[144].

Прежде всего, подвергается заслуженной критике сама философия ксенотрансплантологии. С одной стороны, вызывает сомнение практическое применение органов от животных для пересадки человеку. В 1996 г. по поручению Еврокомиссии был проведен социологический опрос 16 246 человек — граждан стран Евросоюза. Подавляющее большинство опрошенных высказались категорически против ксенотрансплантологии[145].

У медиков технология ксенотрансплантологии вызывает тревогу по двум причинам. Во-первых, остается неясным, способен ли орган, изъятый из организма животного, поддержать здоровье и продлить жизнь человеку. Во-вторых, пока никто определенно не ответил на вопрос, не приведет ли ксенотрансплантология к химеризму.

Пересаженные от животного органы состоят из клеток, которые способны мигрировать по телу человека и видоизменять его составные части за пределами пересаженного органа, т. е. в результате пересадки органов от животных человеку могут меняться и морфология, и физиология отдельных частей тела реципиента. Следовательно, ксенотрансплантология создает предпосылки для возникновения межвидовых гибридов человека и животных.

Возможно, что большую опасность для человечества представляет не факт изменения его тела. Химеризм имеет не только физические последствия. Пересадка человеку органов от животных может непредсказуемо изменить психику и эмоциональную сферу человека-реципиента органов. Другими словами, химеризм способен привести к одичанию, полной деградации человека-реципиента.

Другая группа проблем в рамках ксенотрансплантологии относится к сфере благополучия животных, выращиваемых в качестве потенциальных доноров органов. Сомнительной выглядит этика выращивания животных-доноров органов, целесообразность пересадки которых не очевидна.

[144] *Langley G., Silva J. D.* Animal organs in humans: uncalculated risks and unanswered questions. British Union for Abolition of Vivisection and Compassion in World Farming. 1998.

[145] The European Public Concerted Action Group. Europe ambivalent on biotechnology // Nature. 1997. No 387. P. 845–847.

29.1. ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОЙ КСЕНОТРАНСПЛАНТОЛОГИИ

Каковы же основные претензии и альтернативные предложения общественности и научного сообщества к разработчикам технологий ксенотрансплантологии?

1. В экспериментах с использованием приматов в качестве реципиентов органов констатируют развитие тяжелых состояний и страданий животных. Поэтому предлагается исключить из программ исследований виды животных, обладающих высокоорганизованной психикой (приматы, свиньи и др.) и тяжело переносящих физическую боль и психические страдания.

2. Производство приматов и трансгенных свиней в качестве доноров в лабораторных или полулабораторных условиях неизбежно сопровождается страданием этих животных.

3. Современная научная база вирусологии не гарантирует безопасности ксенотрансплантологии. Донорские органы могут оказаться источником тяжелейших вирусных заболеваний для человека.

4. Вместо органов от животных представляется более целесообразным вести разработки технологий создания и трансплантации искусственных органов и органов, выращенных из стволовых клеток человека.

5. Ксенотрансплантологию необходимо ограничить экспериментами *in vitro*.

6. Следует отдельно изучить проблему потенциального химеризма при ксенотрансплантации и до получения полной ясности запретить трансплантацию органов от животных в клинических условиях.

ИНФЕКЦИОННЫЕ РИСКИ ОТ СВИНЕЙ

Свиньи являются носителями бактерий, вирусов, грибов, глистов и, возможно, прионов. Из хорошо изученных заболеваний человека, которые он может получить от свиней, можно отметить бруцеллез, лептоспироз, листериоз, кампилобактериоз, лошадиный энцефалит, грипп, герпес, токсоплазмоз, аскариоз и ряд других (D. K. C. Cooper et al., 1991).

Только за последние 10–15 лет у свиней обнаружили 3–4 штамма вируса герпеса, представляющего опасность для здоровья человека. Считается, что выращивание свиней даже в условиях полной стерильности не гарантирует вирусную чистоту животных, поскольку никак не проявляющие своего присутствия вирусы могут быть локализованы в хромосомах и генах свиней. Например, в 1997 г. британские вирусологи выделили из организма свиньи эндогенный ретровирус PERV-PK, который легко инфицирует клетки человека в пробирке. Этот вирус присутствует в сердце, селезенке и почках свиней. В каждой клетке свиньи ученые обнаружили около 50 копий вирусной ДНК. Избавить клетки от нее пока не представляется возможным.

В 1998 г. американские ученые выделили из тканей миниатюрных свиней эндогенный ретровирус PERV MSL, который локализуется в генах белых кровяных клеток. Однако обследование 150 человек — реципиентов свиных органов (ткань поджелудочной железы, стволовые клетки эмбрионов свиньи, очищение крови больных посредством перфузии свиной печени) — не выявило в организме больных свиных вирусов или антигенов к ним.

ИНФЕКЦИОННЫЕ РИСКИ ОТ ПРИМАТОВ

Ретроспективный анализ тканей умерших пациентов, которым незадолго до смерти пересаживали печень бабуинов, показал присутствие двух ретровирусов бабуина, вируса SFV и эндогенного ретровируса BaEV. Несмотря на риск заражения от бабуинов вирусами с непредсказуемыми последствиями для человека в США, Франции, Великобритании и других странах проводятся работы по созданию колоний этих обезьян с целью использования их органов для пересадки больным людям.

Бабуины являются носителями ряда вирусов, представляющих опасность для здоровья и жизни человека. Это прежде всего вирус герпеса агент 8 (agent 8), цитомегаловирус и вирус папио, группа ретровирусов[146], включая губчатый вирус, вирус Т-клеток SNLV, эндогенный вирус бабуинов и обезьяний эндогенный ретровирус (Voevodin et al., 1996).

Вирусы не представляют большой опасности для обезьяны-носителя, но у животных других видов и человека они запускают тяжелейшие патологические процессы. Так, например, макаки являются постоянными носителями герпесвируса В, который не проявляет патогенности у данного вида животных. Но у людей, вступающих в близкий контакт с инфицированными обезьянами, быстро развивается энцефаломиелит с фатальным исходом. Два других герпесвируса — вирус саимури (saimuri) и вирус ателес (ateles) безвреден для обезьян, но канцирогенен в организме животных других систематических групп. Обезьяний вирус гемаррогической лихорадки не опасен для бабуинов. Однако у макак он вызывает заболевание со смертельным исходом. А его влияние на человека вообще не изучалось. Вирус STLV-1, носителями которого выступают макаки, у бабуинов приводит к развитию злокачественной лимфомы.

Инфицированность обезьян вирусами очень высока. Цитомегаловирусы являются эндемиками в колониях бабуинов. Более 90% бабуинов, отловленных в Кении и Южной Африке, и 85% бабуинов в колониях американских питомников поражены герпесвирусом папио-2, а также обезьяньим губчатым вирусом (R. Eberle et al., 1997; S. R. Broussard et al, 1997). B. Holmes (1996) сообщает, что в 1996 г. ученые из Университета Калифорнии получили официальное разрешение на трансплантацию костного мозга бабуина больным СПИДом. Университету было предписано использовать только бабуинов, свободных от ретровирусов. В результате широкомасштабных поисков донора было найдено всего две особи животных, удовлетворяющих требованиям органов надзора. Однако и эти животные, которые были использованы в качестве доноров костного мозга, были заражены эндогенными вирусами нескольких видов.

Опасность использования органов обезьян кроется и в другом. Животные обладают естественным иммунитетом ко многим вирусам и внешне выглядят здоровыми при наличии в их организме самых разных вирусов. Они также демонстрируют продолжительный латентный период заболевания в случае, если они чувствительны к вирусу. ДНК вируса может быть глубоко запрятана в составе гена обезьяны. Поэтому субклинические проявления болезни и вирусоносительство выявляются с большим трудом.

Вирусы животных, не проявляющие активности в организме своего хозяина, активируются при попадании в организм другого вида. Более того, вирусы мутируют и рекомбинируются с вирусами организма человека, создавая таким образом совершенно новые патогены и незнакомые врачам заболевания.

Ретровирусы инфицируют человека не только трацициoнным путем. Они рекомбинируются с человеческими патогенами и создают совершенно новые заболевания у иммунодепрессивного пациента после ксенотрансплантации.

Таким образом, ксенотрасплантология создает реальную угрозу здоровью пациентов и таит в себе непредсказуемую опасность для будущих поколений.

Более того, орган, полученный от животного даже с высоким генетическим родством, не обеспечивает полноценной замены утраченного человеком органа. Все усилия врачей при трансплантации органа направлены на преодоление процессов отторжения чужеродного органа. Однако остаются невыясненными последствия транс-

[146] *Allan J. S.* Xenotransplantation at a crossroads: prevention versus progress // Nature Med. 1996. No 2. P. 18–21.

плантации с точки зрения морфологического соответствия органа и его физиолого-биохимических соответствий потребностям организма реципиента.

Даже трансплантация органов человека не дает ожидаемых результатов. **Трансплантация сердца** технически освоена хирургами более 100 лет назад. Первые сообщения о пересадке сердца у собаки относятся к 1905 г. Первая успешная пересадка человеческого сердца была произведена южноафриканским хирургом Кристианом Бернардом в 1967 г. Основной проблемой пересадки сердца человека долгое время оставалась иммунологическая несовместимость донора и реципиента. Однако после появления в арсенале врачей препарата, подавляющего реакцию отторжения чужого органа — *циклоспорина*, результативность трансплантации сердца человека резко возросла. По литературным сообщениям, в середине 1990-х гг. 75% реципиентов с пересаженным сердцем жили 1 год, 70% — 4 года, 60% — 8 лет, 56% пациентов — более 10 лет (C. Cabrol, 1996).

Ксенотрансплантация сердца в экспериментальных условиях проводилась по схемам: от лисы собаке, от козы теленку, от овцы козе, от морской свинки мыши, от свиньи бабуину, козе, шимпанзе. Результативность этих пересадок чрезвычайно низкая. Животные-реципиенты погибали в течение нескольких часов (максимум 5 дней) после операции.

Ксенотрансплантация сердца человеку также не дала обнадеживающих результатов. Известно, что экспериментальные работы в этой области ведутся во многих лабораториях мира, но результаты этих экспериментов носят, как правило, закрытый характер и не публикуются в печати.

В 1964 г. J. Hardy (1964) пересадил сердце 43-килограммового шимпанзе безнадежно больному мужчине. Пациент скончался через 2 часа. В литературе имеются сообщения о пересадках людям сердца от овцы, свиньи, шимпанзе, бабуина. Однако все они не имели успеха (C. N. Bernard et al., 1977; L. L. Bailey et al., 1985; D. K. C.Cooper и Y. Ye, 1991; J. Czaplicki et al., 1992; M. Schmoeckel et al., 1998). Прежде всего исследователи отмечали несоответствие производительности пересаженного сердца потребностям реципиента, даже если удавалось подавить реакцию иммуноотторжения органа. Эта проблема остается острой и при пересадке человеческого сердца. Типичными негативными последствиями трансплантации выступает недостаточное кровообращение в висцеральных органах и развитие отечности. Кроме того, во всех случаях отмечается повышенная тромбоцитарная агрегация в капиллярах коронарной системы, что быстро приводит к масштабной ишемии сердечной мышцы.

Проблемой остается и такое явление, как нарушение нейро-гуморальной регуляции сердца при пересадке человеческого органа. При пересадке сердца невозможно восстановить все утраченные нервные связи. Даже при успешной трансплантации пациенты имеют постоянную тахикардию и аритмию. При норме 60–80 сокращений в минуту, пересаженное и прижившееся сердце сокращается с повышенной частотой — 88–104 удара в минуту. При ксенотрансплантации сердце сокращается еще чаще — до 160 раз в минуту (D. K. C. Cooper et al., 1991). В таких условиях оно не способно регулировать интенсивность кровообращения при изменении физических или психических нагрузок на пациента и адекватно изменять свое функциональное состояние сообразно возникшим потребностям.

Одним из сравнительно успешных опытов ксенотрансплантации сердца была операция, выполненная L. Baily (1984). Ребенку с массой 2,2 кг пересадили сердце детеныша бабуина той же массы. Ребенок прожил 20 дней и погиб из-за отторжения органа.

В наибольшей мере взрослому человеку подходит сердце свиньи. Сердце бабуина из-за малых размеров может быть пересажено лишь ребенку. Однако свинья имеет специфику роста и развития. Поэтому

сердце молодой свиньи в организме человека продолжает расти и развиваться. Кровеносные сосуды свиньи вырабатывают так называемый фактор Виллебранда, который участвует в процессе свертывания крови. При попадании в кровь человека этот фактор резко повышает ее свертываемость. Поэтому пересаженное от свиньи человеку сердце неизбежно закупоривается сгустками крови.

В заключение следует сказать, что ксенотрансплантология сердца в современных условиях не имеет практического значения.

Так, **трансплантация печени** продлевает жизнь реципиентам в 70% случаев всего лишь на 1 год. А реципиент с печенью бабуина живет в лучшем случае несколько месяцев, находясь при этом в тяжелейшем состоянии (T. E. Starzl et al., 1994). Кроме того, врачи констатируют очень серьезные отклонения биохимических показателей пациентов (80-кратные изменения активности ферментов, концентрации мочевой кислоты, альбуминов, холестерина и пр.).

Эти изменения предсказывались еще до начала операции, поскольку были известны большие видовые различия биохимических показателей (табл. 40).

У пациентов с пересаженной печенью от бабуина в крови появляется трасферрин, гептоглобин, церулоплазмин и антитрипсин бабуина, которые не только по своему строению, но и функционально отличаются от аналогичных белков человека.

Аналогичные органы человека и животных могут выполнять у разных видов животных специфические функции. Например, антитоксическая система печени человека очень сильно отличается от таковой животных. Семейство ферментов цитохрома P450 обеспечивает обезвреживание более 80% химических веществ, попадающих в организм человека в виде лекарственных форм, а также с пищей и водой. Однако цитохромы P450, 2C19 и 2C9 отсутствуют в печени многих животных. В печени человека фермент алкогольдегидрогеназа представлен по крайней мере шестью изомерами. Печень бабуина вырабатывает лишь одну из шести форм алкогольдегидрогеназы, характерных для печени человека.

Известно, что биохимические пути превращения веществ в организме человека и животных существенно расходятся. Так, у свиньи пуриновые основания метаболизируются печенью через мочевую кислоту и аллантоин. У человека конечным продуктом окисления пуриновых оснований является мочевая кислота, аллантоин же не образуется. У свиней отсутствует фермент гуаниноксидаза.

Печенью животных не вырабатываются и некоторые компоненты реакции комплемента. Скажем, у бабуина отсутствуют белки $C1_q$, $C1_s$ и C9.

Неодинаков и механизм окисления стероидных гормонов в печени человека и животных, а также ее участие в обмене витаминов A, D, E, B_{12} и аскорбиновой кислоты (B. Gridelli et al., 1993).

Многие несоответствия ксенотрансплантологии уже известны. Например, несоответствия кровообеспечения органа-трансплантанта и особенностей системы кровообращения реципиента. Эритроциты крови человека крупнее, чем эритроциты свиньи. Поэтому закупорка мелких сосудов пересаженного от свиньи органа предсказуема. Кроме того, установлено,

Таблица 40

Видовые особенности биохимии крови*

Показатели	Человек	Бабуин	Свинья	Показатели	Человек	Бабуин	Свинья
Альбумины, г/л	38–52	18–39	16–38	Мочевая кислота, мг%	4,0–5,5	менее 0,5	0,05
Щелочная фосфатаза, ед/л	50–125	350–400	60–300	Холестерин, ммоль/л	4,0–6,5	1,0–3,2	0,9–3,1

*Обобщение данных G. Langley, J. D'Silva (1998).

что эндотелий кровеносных сосудов свиньи подавляет активность системы противосвертывания крови человека. Отсюда следует, что трансплантант будет постоянно угрожать закупоркой сосудов кровеносной системы человека (G. Langley, J. D'Silva, 1998).

На основании приведенных данных можно сделать вывод, что трансплантация печени от животных к человеку не решает главной задачи. Печень животных не может заменить печень человека.

Пересадка почек — технически менее сложная операция, чем пересадка печени. Трансплантация почек от человека к человеку получила широкое клиническое распространение. Первые опыты в этой части были выполнены еще в 1936 г. Успешность операции составляет 79–85%. Ксенотрансплантация почек животным на уровне лабораторных испытаний проводилась многократно с использованием разных видов. Однако продолжительность жизни реципиентов с почкой от животного другого вида редко превышала 1 месяц.

Несовместимость почек от разных видов животных с метаболизмом человека очевидна. Почки человека, в отличие от почек животных, реабсорбируют мочевую кислоту. Почки человека и животных вырабатывают разные формы эритропоэтина — фермента, участвующего в гемопоэзе в красном костном мозге. У животных при ксенотрансплантации почек через несколько дней развивается анемия.

Гормон ренин, участвующий в образовании системы ангиотензина 1, видоспецифичен. Поэтому при ксенотрансплантации имеет место нарушение кровяной циркуляции и диуреза.

Следовательно, пересадка почек от животных к человеку бессмысленна и недопустима.

Ксенотрансплантация легких выглядит не менее сомнительной операцией. Подобрать донорские легкие даже по размерам грудной клетки реципиента представляется большой проблемой. Человек в процессе эволюции приобрел прямохождение. Соответствующим образом у человека изменилась форма грудной клетки и легких и механизм дыхания. У большинства животных тело располагается в горизонтальной плоскости, грудная клетка и легкие имеют иную форму. Частота дыхательных движений человека строго согласуется с частотой сердечных сокращений и гемодинамикой. Неправильно подобранные размеры легких не только нарушат механизм газообмена между организмом и средой, но и повлияют на работу сердца и кровообращение.

Помимо газообмена, легкие участвуют и в таких важных процессах, как формирование иммунных свойств организма, регуляции кровотока, в воспалительных и аллергических реакциях.

Возможно, по этой причине пересадка легких является самой тяжелой и наименее результативной операцией в рамках программ трансплантологии. Только 40% пациентов, получивших легкие от донора-человека, доживают до одного года. Большая часть погибает вскоре после операции. Среди причин гибели 50% приходится на острые инфекции, 10% — на реакции отторжения органа, 8% — на кровотечения, 8% — на отек легких, 6% — на острую недостаточность и отказ других внутренних органов.

Сообщения о клинических случаях ксенотрансплантации легких человеку в литературе не приводятся.

Заключая обсуждение проблемы использования органов животных для пересадки человеку, можно уверенно утверждать, что ксенотрансплантология не имеет оправдания по морально-этическим соображениям. Если эта технология даже теоретически не способна решить поставленной задачи замещения человеческого органа, то те мучения, на которые обрекаются доноры и реципиенты, ничем не оправданы. Проблемы благополучия животных в этой области очевидны, и они должны быть отрегулированы.

29.2. КСЕНОТРАНСПЛАНТОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМА ХИМЕРИЗМА

Химера — это организм, в состав которого входят клетки или ткани более чем одного индивидуума или вида. Химеры являются популярными персонажами древних мифологий. Среди них: грифон — гибрид льва и орла, пегас — существо с чертами лошади и птицы, многоликие и многорукие боги в индуизме, русалки и др.

В современном мире химерами можно считать межвидовые гибриды: мула, лошака, бестера (гибрид белуги и стерляди). В 1980-е гг. учеными искусственно была создана химера овцы и козла (geep).

В это же время сообщалось даже о получении химеры лабораторной мыши и огородной моркови. Ученые заменили ядро в мышиной яйцеклетке на ядро из клетки моркови и получили несколько делений этой структуры.

При ксенотрансплантации фактически человек искусственно создает химеры. Клетки из донорского органа распространяются по всему организму реципиента и остаются в нем на протяжении многих лет. В 1990-е годы ученые обнаружили, что у людей, которым в свое время пересадили человеческую почку, спустя 30 лет после операции в крови присутствовали лейкоциты донора. Они были занесены в организм реципиента вместе с донорской почкой.

В случае с ксенотрансплантацией происходит такое же привнесение донорских клеток. T. Starzl (1992) показал, что трансплантация человеку печени бабуина приводит к формированию химеры бабуина и человека. ДНК лейкоцитов бабуина ученый обнаруживал спустя 70 дней после операции во всех тканях пациента, включая сердце, легкие, почки и лимфатические узлы. Причем специалисты рассматривают возникающий при ксенотрансплантации химеризм в качестве обязательной предпосылки успешности пересадки органа. Предполагается, что присутствие в организме реципиента клеток красного костного мозга от донора обеспечивает защиту донорского органа от иммунного отторжения. С целью подавления иммунного ответа при пересадке органов практикуют инфузию реципиенту суспензии стволовых клеток красного мозга донора.

Пересаженный орган и сам может производить видотипичные для организма донора продукты (D. Mercer et al., 1994):

- факторы свертывания крови;
- сывороточный трансферрин — белок, осуществляющий транспорт железа для повторного использования при синтезе гемоглобина в красный костный мозг;
- щелочную фосфатазу;
- белки системы комплемента;
- сывороточный альбумин;
- катаболиты белкового обмена.

Проблема химеризма вызывает у специалистов тревогу по двум причинам. Во-первых, неясны физические изменения в организме реципиента вследствие трансплантации. Во-вторых, пациенты не готовы психологически изменить свою анатомию, физиологию и биохимию. Социологический опрос показал, что часть больных согласны иметь в составе своего тела донорский орган и быть уверенными в том, что этот орган является единственным представителем животного в их организме. Однако перспективу химеризации их личности большинство людей категорически отвергают (G. Langley, J. D'Silva, 1998).

Трансплантация органов сама по себе болезненна с точки зрения психики человека. Это доказывается тем, что в группе 15–25-летних пациентов, перенесших трансплантацию органов, послеоперационная смертность выше, чем в группе пациентов старше 50 лет. Главная причина более высокой смертности молодых людей заключается в том, что молодые реципиенты имеют менее устойчивую психику. У них развиваются психопатии и нервные срывы, они отказываются выполнять требования врачей и совершают самоубийства.

Очевидно, что человеческое общество должно быть более информировано в отношении ксенотрансплантологии и ее последствий в виде химеризации реципиента.

29.3. БЛАГОПОЛУЧИЕ ЖИВОТНЫХ-ДОНОРОВ

Ксенотрасплантология породила новую отрасль животноводства, которая занимается созданием, разведением и выращиванием специальных животных с целью последующего изъятия у них внутренних органов. Это совершенно новая форма эксплуатации животного мира человеком, которая ставит перед человечеством и новые *этические вопросы*.

1. Насколько этично использование органов других живых и здоровых существ для замены разрушенных болезнью органов человека? Фактически ксенотрансплантология разрушает философию биоцентризма и воскрешает идеи средневекового антропоцентризма.

2. Каковы этические оправдания внедрения в геном животных с целью создания животных-доноров?

3. Как оправдать неизбежные физические и психические страдания животных, используемых в ксенотрансплантологии?

4. Этично ли (в случае гипотетического успеха ксенотрансплантологии) перекладывать страдания одного существа (больного человека) на представителей другого вида?

Конечно же, оправдание ксенотрансплантологии дает христианская религия с ее концепцией «души», которой (душой) Бог наделил только человека. По религиозным понятиям страдать может только человек. Животные, лишенные «души», к страданиям не способны.

Другой подход к оправданию ксенотрансплантологии таков. Если эволюция наделила человека таким мощным инструментом преобразования природы, как разум, то это природное преимущество человека указывает на его особый статус в животном мире и дает ему право подчинять себе всех и вся. Оба подхода ущербны по своей сути. Первый (религиозный) базируется на голом допущении — вере. Второй представляет собой идеологию фашизма, постулирующую превосходство мужского пола над женским, отдельных выдающихся рас, наций и видов над другими.

Однако большинство людей не принимают ни первое, ни второе оправдание. По данным P. J. Mohasci, среди медсестер, обслуживающих тяжелобольных, 66% высказались категорически против ксенотрансплантации[147]. Даже пациенты, теоретически заинтересованные в ее развитии, в 52 случаях из 100 осудили эту технологию. Только 42% больных, заинтересованных в замене собственного органа, согласились принять орган от животного-донора. Памятуя о том, что в мировом сообществе очень быстро происходит гуманизация отношения к животным, можно ожидать в скором времени серьезных протестных выступлений общественных и других организаций по проблеме трансплантации животных органов.

В ксенотрансплантологию вовлекаются животные с когнитивной психикой, которая предполагает способность животных к физическим и психическим страданиям. Поэтому кроме этических проблем трансплантация животных органов создает и проблемы благополучия животных.

Поскольку ученые-трансплантологи экспериментируют главным образом с органами приматов и свиней, то и проблемы благополучия относятся в первую очередь к этим животным. Главная позиция велфеаристов состоит в том, что даже животные, предназначенные для отбора органов, не должны страдать вплоть до момента наступления клинической смерти. На всех этапах разведения, выращивания и оперирования они не должны испытывать физической боли, дискомфорта и психических страданий.

[147] *Mohasci P. J.* Letter in the Lancet. 1997. No 349. P. 1030.

Однако технология разведения и выращивания животных в качестве потенциальных доноров внутренних органов не учитывает состояния благополучия животных. Так, глубокосупоросные свиноматки содержатся в строгой изоляции в тесном, сильно ограничивающем свободу животного станке. Такое содержание супоросных и опоросившихся свиней не обеспечивает требуемого уровня благополучия.

В естественных условиях перед опоросом у свиньи повышается двигательная активность, что является проявлением сильного инстинкта гнездостроения. Специальные наблюдения за свиньями перед опоросом показали, что в течение 20 часов перед родами свинья покрывает расстояние до 30 км (M. R. Baxter, 1991). Поэтому полное лишение свиноматки условий для перемещения в пространстве резко понижает уровень благополучия животного.

Как свиньи, так и приматы относятся к социальным животным. У них ярко проявляется потребность в общении с себе подобными. Однако ксенотрансплантология предполагает индивидуальное выращивание животных в условиях физической изоляции с целью полного контроля над организмом животных. Отъем поросят от матери при этом производится очень рано — в возрасте 10–21 дня. После этого их матерей убивают с целью получения донорских органов. Поросят же разделяют и выращивают в стерильных камерах.

Не вызывают одобрения велфеаристов и методы разведения трансгенных свиней. А в ксенотрансплантологии используются исключительно трансгенные свиньи. Технологии получения половых клеток и эмбрионов, равно как и трансплантация эмбрионов, включают ряд болезненных процедур. Следовательно, при этом неизбежны и страдания животных с высокоразвитой психикой.

Доказательством неблагополучия животных, предназначенных для отбора органов, является и развитие у них стереотипических форм поведения.

Таким образом, ксенотрансплантология и порожденная ею новая отрасль животноводства обоснованно вызывает тревогу общественности и специалистов, озабоченных проблемой благополучия животных. К сожалению, вплоть до последнего времени не разработаны регламентирующие документы для этой отрасли животноводства. Однако при желании в качестве таковых может быть использована «Резолюция Совета Европы по содержанию и использованию лабораторных животных»[148]. Содержание и разведение животных для целей ксенотрансплантологии мало чем отличается от содержания и разведения лабораторных животных для применения в научных исследованиях и учебном процессе. Вышеуказанный документ регламентирует разные аспекты проблемы, затрагивая, в частности, условия содержания и порядок использования животных.

Цель принятия резолюции заключается в том, чтобы повысить ответственность организаций и отдельных персоналий, имеющих отношение к проведению научных исследований на животных, за благополучие экспериментальных животных. В документе отмечается, что качество научных исследований с использованием животных прямо зависит от уровня благополучия используемых в экспериментах животных. Приведем его основные положения.

ОБОГАЩЕНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

При содержании лабораторных животных специальное внимание должно быть обращено на окружение и среду, в которой животные живут. Для разных видов животных должны быть созданы условия, удовлетворяющие их видотипичные потребности. Имеются в виду:

- потребность в пространстве;
- наличие в окружающей среде соответствующих предметов и материалов, создающих ее разнообразие;

[148] Council of Europe. Resolution on the accommodation and care of laboratory animals. (Adopted by the Multilateral Consultation on 30 May 1997). http://www.coe.int

- потребность в социальных контактах.

Подавляющее большинство лабораторных животных являются социальными животными. Таковыми являются и основные объекты ксенотрансплантологии — свиньи и приматы. Поэтому для удовлетворения потребности в общении с себе подобными оптимальным является содержание животных групповым методом. В случае, если научный протокол исключает групповое содержание животных, должны быть созданы условия, в которых животные видят друг друга на расстоянии, слышат звуки или ощущают запахи представителей своего вида.

Вентиляция должна обеспечивать необходимый микроклимат в помещении.

Животные должны обслуживаться и находиться в контакте с человеком на регулярной основе. Контакт с человеком особенно важен в период социализации поведения таких животных, как обезьяны, свиньи, собаки, кошки.

Приматы. Объем клетки для разных видов неодинаков. Для каждого вида приматов характерны специфические требования по площади пола и высоте клетки, а также по наличию в клетке предметов и материалов, снижающих однообразие среды. Группы животных для совместного содержания подбираются по индивидуальным предпочтениям, возрасту и полу с учетом продолжительности экспериментального использования. Изолированное содержание приматов должно быть сведено к минимуму.

Свиней необходимо содержать в стабильных, гармоничных в социальном отношении группах. Хряков содержат отдельно. Оптимальные условия содержания свиней предполагают достаточное пространство для движений животных и обеспечивают возможность социальных контактов между отдельными особями в группе. В качестве средств обогащения среды обитания для свиней необходимо применять соломенную подстилку, игрушки (мячи), цепи и другие предметы.

Собак следует содержать в социально гармоничных группах. Изолированное содержание животных должно иметь серьезное протокольное обоснование. Для собак обязательны ежедневные физические нагрузки. Предельный срок лишения собак физической подвижности — 14 дней. Для собак крайне важны групповые прогулки. В вольерах для содержания экспериментальных животных в обязательном порядке предусматриваются места (полки, настилы) для индивидуального отдыха. Животных в вольере необходимо обеспечить различными предметами для игр (палки, мячи, кости). Пол в помещениях, где содержатся собаки, должен быть сплошным (не перфорированным) или, по крайней мере, иметь места с твердым покрытием для отдыха животных.

Кошки обладают высокоорганизованной психикой. Однако устойчивость кошек к психическим стрессам в сравнении с другими видами животных понижена. Поэтому они предъявляют особые требования к условиям содержания.

Кошки являются социальными животными с выраженными индивидуальными симпатиями и антипатиями. Подбор животных для содержания групповым методом должен осуществляться с учетом их персональных предпочтений. При групповом содержании на одну кошку должно приходиться не менее 0,8 $м^2$ площади при минимальной высоте клетки 1,5 м. Кошки должны быть обеспечены возможностью трехмерного перемещения, т. е. клетки для кошек должны быть оборудованы предметами для вертикальных локомоций (полки, трапы, лестницы, стволы деревьев и пр.). Кроме того, кошки имеют потребность «точить когти». Для удовлетворения этой потребности в клетке должны быть установлены соответствующие устройства. У кошек выраженная потребность в манипулировании предметами, что также учитывается при организации их содержания в условиях изоляции.

ГЛАВА 30

ЭКСПЕРИМЕНТЫ НА ЖИВОТНЫХ И ИХ БЛАГОПОЛУЧИЕ

Опыты с использованием животных допустимы как крайняя мера в тех отраслях науки, где невозможно получить научные результаты другими известными способами без применения животных. Аргументация вовлечения в эксперимент животных должна быть безупречно убедительной. При возникновении малейшей возможности исключить из опыта животное ею следует непременно воспользоваться. Когда же избежать применения животных в экспериментальных исследованиях не удается, следует извлечь из этой ситуации максимум возможного. Наиболее эффективное использование животных в эксперименте предполагает предварительное содержание этих животных в оптимальных условиях, имея в виду:

- научно обоснованные размеры клетки (вольеры), включая площадь пола и высоту стен, параметры внутреннего оборудования (кормушки, поилки, места для отдыха);
- конструкцию полов, исключающую травмы и дискомфортные состояния животных;
- групповое или парное содержание социальных видов животных;
- обогащенную среду с элементами, удовлетворяющими видотипичные и возрастные потребности экспериментальных животных;
- особые требования таких высокоорганизованных животных, как приматы и собаки.

Основные принципы работы с лабораторными животными определены «Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей» 1985 г.[149] В концентрированном виде требования ЕС могут быть представлены несколькими пунктами.

1. Необходимым условием развития биологических знаний и разработки более совершенных средств охраны здоровья и обеспечения благополучия как людей, так и животных, является проведение экспериментов на интактных животных.

2. Там, где возможно, вместо экспериментов на животных следует применять математические модели, компьютерное моделирование и биологические системы *in vitro*.

3. Эксперименты на животных позволительно проводить только в случае невозможности их замены другими методами и их очевидного положительного влияния на развитие биологической науки.

4. Для экспериментов следует отбирать здоровых животных надлежащего вида,

[149] Извлечение из «Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей» // Ланималогия. 1993. № 1. С. 29.

ограничиваясь тем минимальным количеством, которое обеспечивает получение достоверных результатов.

5. Исследователям и обслуживающему персоналу надлежит относиться к экспериментальным животным как к чувственным существам, чувствительным к разного рода воздействиям. Обращаться с животными и использовать их следует таким образом, чтобы свести к минимуму причиняемые им неудобства, страдания и боль.

6. Исследователям надлежит исходить из того, что вмешательства, причиняющие боль людям, вызывают аналогичные болевые ощущения и у животных.

7. Вмешательства, которые не относятся к категории «кратковременных» или «минимальных», следует выполнять с применением седативных, анальгетических или наркотических средств в соответствии с нормами, принятыми в ветеринарной практике. Хирургические и другие болезненные вмешательства не следует проводить на животных, только обездвиженных с применением миорелаксантов и не подвергнутых процедуре общего наркоза.

8. При неизбежности отступления от ст. 7 решения не должны приниматься только непосредственными исполнителями эксперимента. В этом случае решение о проведении эксперимента принимается компетентным коллегиальным органом, который при вынесении решения принимает во внимание ст. 4, 5 и 6. Отступление от ст. 7 недопустимы в случае проведения эксперимента в учебных целях.

9. К концу и в процессе проведения эксперимента животных, испытывающих острые и хронические боли, страдания или постоянную функциональную недостаточность, не поддающиеся устранению, следует умерщвлять безболезненным способом.

10. Животным, предназначенным для медико-биологических исследований, следует создавать наилучшие возможные условия жизни. Как общее правило, уход за животными должен контролировать дипломированный ветеринарный врач, имеющий опыт работы с лабораторными животными. При необходимости ветеринарная помощь животным должна предоставляться немедленно.

11. Руководителям институтов и отделов, в которых в научных целях применяются животные, следует позаботиться о том, чтобы исследователи и обслуживающий животных персонал имели достаточный уровень профессиональной подготовки и опыт работы с экспериментальными животными. Руководителям необходимо создать условия для своевременной полноценной подготовки и профессиональной переподготовки персонала, работающего с животными, с тем чтобы гарантировать научно обоснованный уход и содержание животных и гуманное обращение с существами, находящимися под их опекой.

Все манипуляции, вызывающие боль и страдания животных, недопустимы для всех видов лабораторных и экспериментальных животных. Хирургическое вмешательство, предусмотренное экспериментальным протоколом, осуществляется только при условии гарантированного обезболивания за счет средств общей или локальной анестезии. Большинство животных обозначают болевые ощущения специфической вокализацией (визг приматов и свиней, вой и скуление собак). Но существуют и такие виды, например, кошки, овцы, КРС, кролики, у которых даже резкие боли не всегда сопровождаются вокализацией. Однако отсутствие вокализации не должно вводить в заблуждение экспериментаторов относительно низкого уровня благополучия животных при воздействии на них болевых раздражителей.

Вынужденную эвтаназию экспериментальных животных следует возлагать на квалифицированных ветеринарных или медицинских работников. При этом должны обеспечиваться гарантии отсутствия страданий и мучений у животных, подвергающихся эвтаназии.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Введение 6
Историческая справка 6
Предмет и методы изучения поведения животных 10
Связь этологии с другими учебными дисциплинами 14

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Глава 1. **Сенсорные системы, обеспечивающие этологическую реактивность животного организма** 20
1.1. Химический анализатор 21
Ольфакторная рецепция 22
Вкусовая сенсорика 32
Механизм вкусовой рецепции 34
Общая химическая рецепция 35
1.2. Слух 36
Особенности акустической сенсорики у водных животных . 36
Боковая линия 38
Сигналы, производимые рыбами . . 39
Особенности слуха у наземных животных 40
1.3. Чувство равновесия 44
1.4. Зрение 45
Особенности зрения в водной среде 46
Цветовое зрение 48
Рыбий глаз 51
Ретиномоторная реакция 52
Механизм фоторецепции 54
Зрительный анализатор и развитие головного мозга 55
Зрение наземных позвоночных 56
1.5. Термическая сенсорика 59
1.6. Тактильная сенсорика 61
1.7. Магниторецепция 64
1.8. Болевая сенсорика 66

Глава 2. **Локомоции как внешнее проявление поведенческого акта** 69
2.1. Механизм мышечного сокращения 70
2.2. Некоторые особенности биомеханики движений 71
2.3. Биомеханика движения на суше 71
2.4. Основные виды движений 77
Движение на месте 77
Линейные локомоции 85
2.5. Особенности локомоций в воздушной среде 92
Биомеханика полета 93
2.6. Особенности локомоций в водной среде 97
2.7. Особенности локомоций в почве 101
2.8. Центральная регуляция движений 103

Глава 3. **Внутренние побудительные мотивы поведения животных** 107
3.1. Потребности 108
3.2. Эмоции как фактор поведения животных 112
3.3. Этологическая значимость эмоций 116
3.4. Связь эмоций и локомоций 122
3.5. Мотивации 124
3.6. Явление доминанты и мотивация 127

Глава 4. **Внутренние причины наиболее стойких мотиваций поведения** 129
4.1. Жажда 129
Теории возникновения жажды . . . 132
Топография осморецепторов 134
Онтогенез жажды 139
4.2. Голод 141
Внутренний механизм голода 144
Центральный механизм голода . . 145
Роль периферических органов . . . 146
4.3. Боль 148
Механизмы болевой сенсорики . . . 156
Восходящие пути болевых сигналов 158
Меры обезболивания животных в искусственных условиях 161
4.4. Страх 161
Центральные механизмы страха . 164

Глава 5. **Агрессия** 165
5.1. Внутривидовая агрессия 168
5.2. Агрессивность и половое поведение 176
5.3. Зависимость агрессии от голода, жажды и других эмоционально окрашенных состояний 177

Глава 6. **Неактивные формы поведения животных** 181
6.1. Этологический аспект сна и других форм неактивного состояния 181
6.2. Физиология сна 191
Электрофизиология сна 192
Парадоксальный сон 198
Депривация сна 200
6.3. Теории сна 201
Сосудистая теория. 201
Гуморальная теория 201
Теория центральной регуляции . . 202
Ретикулярная формация и сон . . 203
Таламус и сон 204
Средний, продолговатый мозг и сон 205
Корково-подкорковые взаимодействия во время сна . 205
6.4. Сновидения 206
Физиологическое значение сновидений 209
6.5. Регуляция ритмичности сна и бодрствования 210
6.6. Видовые особенности неактивных форм поведения животных 210

Глава 7. **Размеры тела животных и их локомоции** 220
7.1. Причины, ограничивающие пределы размеров тела 221
7.2. Размеры тела, поведение и продолжительность жизни животных 225
7.3. Размеры тела и скорость перемещения в пространстве 229

Глава 8. **Цикличность поведения животных** 232
8.1. Разновидности биологических циклов 232
8.2. Биологические часы 236
Внутренний механизм биологических часов 238
Природа биологических часов . . . 239
8.3. Ритмы поведения животных в природе и в искусственных условиях. 241

ЧАСТЬ ВТОРАЯ
МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЛИЧНОГО ОПЫТА ЖИВОТНЫХ

Глава 9. **Врожденное поведение животных**. 246
9.1. Рефлексы и инстинкты, кинезы и таксисы. 247
9.2. Изменение врожденных форм поведения в процессе фило- и онтогенеза 253
Поведение раннего постнатального периода 254
Врожденное узнавание 255
Смещенная активность 259
Переадресованная активность 261
Инверсия полового поведения . . . 261
Регрессия поведения 262
9.3. Психический компонент инстинктивного поведения 262

Глава 10. **Опыт и научение** 264
10.1. Опыт как результат интеграции филогенетического развития поведения и индивидуально приобретенных адаптаций 264
10.2. Виды и механизмы научения . . . 265
Условный рефлекс. 274
Механизм образования условного рефлекса 276
Условный рефлекс и доминанта. . 278
10.3. Научение без подкрепления 279
10.4. Память как обязательное условие приобретения личного опыта 283

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ
ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Глава 11. **Типология сообществ животных, преимущества и недостатки группового образа жизни** 292
11.1. Виды сообществ животных 293
11.2. Биологические преимущества и недостатки группового образа жизни 297
Недостатки группового образа жизни 303

Глава 12. **Структура ассоциаций животных и механизмы ее поддержания** 305
12.1. Проявление иерархии у животных с разным уровнем развития психики 308
12.2. Смена иерархического порядка . . 323
12.3. Вожаки 325
12.4. Малые союзы 327

Глава 13. **Язык общения животных в ассоциациях** 330

Глава 14. **Половое поведение животных** 338
14.1. Роль сенсорных систем в половом поведении. 340
14.2. Гормональная и феромональная активизация полового поведения 341
14.3. Влияние внешних факторов среды на половую активность . . . 344
14.4. Ухаживание 348
14.5. Половое поведение самок. 351
Эструс 351
Послеродовая активизация полового поведения 356
14.6. Некоторые видовые особенности полового поведения самок 357
14.7. Стимулы, активизирующие половое поведение самки, «биостимуляция самки» 361
14.8. Половое поведение самца. 362

Проявление мужского либидо . . . 364
Мотивационное состояние полового поведения (либидо) . . 367
Измерение половой активности самца 368
Ключевые стимулы мужского либидо 369
14.9. Спаривание 370
Прекоитальное поведение 371
Садка 372
Коитус 373
Рефрактерный период 378

Глава 15. **Особенности поведения животных в ассоциациях неонатального периода** 379
15.1. Структура ассоциаций неонатального периода 379
15.2. Развитие поведения и психики плода в пренатальный период . . . 383
15.3. Поведение самки в перинатальный период 387
Поведение самки в предродовой период 388
Роды 393
Поведение самки в послеродовый период 396
Особенности материнского поведения 399
Инициация материнского поведения 402
15.4. Поведение новорожденного 409
15.5. Выпрашивание 425
15.6. Факторы, определяющие уровень родительской опеки 428
15.7. Разрыв связи между матерью и детенышами 429

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Глава 16. **Стресс** 437
16.1. Основные положения учения Г. Селье о стрессе 437
16.2. Негативные последствия стресса в продуктивном животноводстве . 440
Влияние стресса на размножение животных . . . 441
Стресс и лактация 442
Стресс и рост молодняка 444
Влияние стресса на качество мяса 445

Глава 17. **Адаптация животных к условиям жизни при низких и высоких температурах среды** 447
17.1. Морфологические адаптации 450
17.2. Физиологические адаптации 452
17.3. Поведение животных как реакция адаптации к неблагоприятным температурам среды обитания . . . 458

Глава 18. **Доступность пищи как фактор, влияющий на поведение животных** 461

Глава 19. **Поведенческие адаптации к недостатку кислорода** 472
19.1. Поведение животных в условиях высокогорья 472
19.2. Адаптации ныряющих животных . 475

Глава 20. **Неволя и приручение как экстремальные факторы, изменяющие поведение животных** 479

Глава 21. **Хищники как факторы, влияющие на поведение животных** 482

ЧАСТЬ ПЯТАЯ

ИЗМЕНЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРОЦЕССЕ ПРИРУЧЕНИЯ И ОДОМАШНИВАНИЯ ЧЕЛОВЕКОМ

Глава 22. **Одомашнивание животных** . . . 487
22.1. Причины одомашнивания животных человеком 490
Методические подходы к изучению изменений поведения животных под влиянием процесса доместификации 491
22.2. Предрасположенность диких животных к приручению и одомашниванию 496
22.3. Общая оценка этологических изменений вследствие одомашнивания животных 503
Активизация поведенческих стереотипов под влиянием доместификации 505
Инфантилизм одомашненных животных 511
Изменения в агонистическом поведении 513

Глава 23. **Влияние искусственной среды на поведение животных** 516
23.1. Изменение пищевого поведения . . 516
23.2. Ограничение жизненного пространства и поведение животных 523
Ограничение локомоций 523
Влияние ограничения жизненного пространства на социальную активность животных 525
Искусственное обогащение среды и поведение животных в условиях ограниченного пространства 526
Искусственный микроклимат и поведение животных 527

Глава 24. **Изменения в поведении животных в результате приручения** 530
24.1. Концепция безопасной дистанции 530
24.2. Концепция приручаемости 532
Влияние социальных факторов на приручение 532
24.3. Нежелательные последствия приручения 536
24.4. Приручение и физиолого-биохимические процессы в центральной нервной системе . . 538

Глава 25. **Реинтродукция и одичание домашних животных** 539
25.1. Предрасположенность к реинтродукции 540

25.2. Сохранение естественного генетического пула 541
25.3. Генетические и демографические эффекты реинтродукции животных 542
25.4. Выбор места для реинтродукции животных . . . 543
25.5. Предварительная адаптация животных для реинтродукции . . . 544
25.6. Некоторые особенности преадаптации животных к естественной кормовой базе . . . 545
25.7. Значение возраста животных, предназначенных для реинтродукции 548
25.8. Преадаптация животных к потенциальным врагам 550
25.9. Влияние степени прирученности животных на их выживание в дикой природе 552

ЧАСТЬ ШЕСТАЯ

ОСНОВЫ БЛАГОПОЛУЧИЯ ЖИВОТНЫХ

Глава 26. **Благополучие животных и этика животноводства** 561

Глава 27. **Предмет и методы изучения благополучия животных** 564
27.1. Методы измерения уровня благополучия животных . . 569
27.2. Измерение низкого уровня благополучия животных 571

Глава 28. **Современные технологии животноводства и благополучие животных** 585
28.1. Методы разведения животных и проблемы благополучия 586
Бройлерное птицеводство 586
Индейководство 587
Яичное птицеводство 588
Промышленное утководство 589
Свиноводство 592
Мясное скотоводство 593
28.2. Благополучие объектов разведения в аквакультуре 593
Когнитивные способности рыб . . . 594
Поведение рыб как результат когнитивной психики 595
Мотивационные аффективные состояния рыб 596
Боль у рыб 597
Испуг и страх 599
Психологический аспект стресса у рыб 599
28.3. Искусственное осеменение и благополучие животных 600
28.4. Трансплантация эмбрионов и благополучие животных 602
Крупный рогатый скот 602
Мелкие жвачные 604
28.5. Клонирование и благополучие животных 605
Хронология развития технологии клонирования 605
Клонирование: благополучие животных и этика 607

Глава 29. **Использование органов животных для трансплантации человеку (ксенотрансплантология)** 608
29.1. Проблемы современной ксенотрансплантологии 609
Инфекционные риски от свиней 609
Инфекционные риски от приматов 609
29.2. Ксенотрансплантология и проблема химеризма 614
29.3. Благополучие животных-доноров 615
Обогащение среды обитания 616

Глава 30. **Эксперименты на животных и их благополучие** 618

Алексей Алексеевич ИВАНОВ

ЭТОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЗООПСИХОЛОГИИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Издание второе, стереотипное



Зав. редакцией ветеринарной и сельскохозяйственной литературы *И. О. Туренко*

ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.07.953.П.007216.04.10
от 21.04.2010 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
192029, Санкт-Петербург, Общественный пер., 5.

Тел./факс: (812) 412-29-35, 412-05-97, 412-92-72.
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 31.01.13.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 70 100 $^{1}/_{16}$.
Печать офсетная. Усл. п. л. 50,70. Тираж 1000 экз.

Заказ №   .

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ГУП ЧР “ИПК ”Чувашия” Мининформполитики Чувашии
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, д. 13
Тел.: (8352) 56-00-23